

Série A. 894
N° D'ORDRE : 1709

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

G. MANGENOT

- 1^{re} THÈSE : *Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues.*
2^e THÈSE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 15. 41 1922 devant la Commission d'examen

MM. G. BONNIER, *président*

CAULLERY

L. BERTRAND

} *examinateurs.*

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, ÉDITEUR

8 — PLACE DE L'ODÉON — 8

1922

THÈSES

POUR LE DOCTORAT ÈS-SCIENCES NATURELLES

Serie A. 894
N° D'ORDRE : 4709

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

G. MANGENOT

1^{re} THÈSE : *Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des Algues.*

2^e THÈSE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le **15 MAI** 1922 devant la Commission d'examen

MM. G. BONNIER, *président*

CAULLERY

L. BERTRAND

} *examinateurs.*



PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, ÉDITEUR

8 — PLACE DE L'ODÉON — 8

1922

FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires { P. PUISEUX
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
BOUTY.

	E. PICARD.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure
	Gaston BONNIER	Botanique.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.)
	JANET.....	Electrotechnique générale.
	WALLERANT....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie.
	PAINLEVÉ.....	Mécanique analytique et mécanique céleste.
	HAUG.....	Géologie.
	H. LE CHATELIER	Chimie générale.
	G. BERTRAND...	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE...	Physique générale.
	CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie minérale.
	Emile BOREL...	Calcul des probabilités et Physique mathém.
	MARCHIS.....	Aviation.
	Jean PERRIN...	Chimie physique.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	ABRAHAM.....	Physique.
	CARTAN.....	Mécanique rationnelle.
	Cl. GUICHARD...	Géométrie supérieure.
	LAPICQUE.....	Physiologie.
	GENTIL.....	Géographie physique.
	VESSIOT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	COTTON.....	Physique.
	DRACH.....	Application de l'analyse à la Géométrie.
	C. FABRY.....	Physique.
	Charles PÉREZ.	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	LÉON BERTRAND	Géologie appliquée et géologie régionale.
	MAURAIN.....	Physique du Globe.
	DANGEARD.....	Botanique (Enseignement P. C. N.).
	N.....	Botanique.
	N.....	Physique théorique et Physique céleste.
	N.....	Mathématiques générales
	LEDUC.....	Physique.
	HÉROUARD.....	Zoologie.
	Rémy PERRIER.	Zoologie (Enseignement P. C. N.)
	LESPEAU.....	Chimie.
	SAGNAC.....	Physique théorique et Physique céleste.
	RABAUD.....	Biologie expérimentale.
	PORTIER.....	Physiologie.
	BLAISE.....	Chimie organique.
	PÉCHARD.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).

Secrétaire Daniel TOMBECK.

A Monsieur le Professeur MANGIN,

Membre de l'Institut,

Directeur du Muséum

avec l'expression de ma respectueuse reconnaissance.

A Monsieur A. GUILLIERMOND,

en témoignage de ma profonde gratitude.

INTRODUCTION

Les Botanistes qui, depuis AGARDH et KÜTZING jusqu'à OLTMANNS et SAUVAGEAU, ont accumulé les faits sur l'anatomie générale, la physiologie, la biologie et la systématique des Algues, n'ont eu recours, dans leurs observations ou leurs expériences, qu'aux procédés les plus simples de l'observation macroscopique ou microscopique. Aussi ne trouvons-nous, dans leurs beaux travaux, que peu de renseignements sur la structure intime de la cellule de ces Végétaux.

L'introduction, dans ce domaine de la Cryptogamie, des techniques de fixation et de coloration, révélées, par les travaux initiateurs de STRASBURGER et de GUIGNARD, si fécondes pour l'étude approfondie des Plantes vasculaires, devait nécessairement acquérir bien des notions nouvelles. YAMANOUCHI, LEWIS, KYLIN et d'autres ont ainsi fait connaître, dans les principaux groupes d'Algues, l'évolution du noyau et sa destinée pendant la maturation des cellules reproductrices et la fécondation.

Par contre, ces savants, comme la plupart des cytologistes qui les avaient devancés, d'ailleurs, ont négligé l'étude du cytoplasme et des produits variés qu'il renferme. Il existait donc sur ce point, une lacune qu'il importait de combler. Nous l'avons tenté, à l'aide de

méthodes nouvelles ; et les résultats obtenus contribueront, nous osons l'espérer, à accroître nos connaissances sur la biologie des Thallophytes verts.

Mais ce travail, puisqu'il a pour objet la cellule, élément qui, sous des aspects variés, reste le même dans tous les groupes végétaux, doit acquérir une portée nouvelle en intéressant non seulement la Cryptogamie, mais encore la Botanique générale. Il n'est pas douteux, en effet, que l'étude des adaptations diverses pouvant caractériser les cellules des Algues, et leur imprimer une physionomie propre, ne se révèle d'une grande utilité pour la solution des problèmes généraux, posés par la Cytologie végétale, peut-être même par la Cytologie générale. Ainsi, le protoplasma des Algues renferme, comme on le sait depuis longtemps, des organes porteurs de chlorophylle et de divers autres pigments : les chromatophores. Déterminer le cycle évolutif de ces chromatophores, leur destinée dans les organes sexuels et les cellules embryonnaires fut une de nos ambitions. Personne n'ignore, en effet, les controverses nombreuses, parfois passionnées, qu'a suscité, que suscite encore l'histoire des plastes, qui sont, chez les végétaux supérieurs, les homologues des chromatophores, et la recherche de leurs rapports avec des organites fondamentaux du cytoplasma, communs aux deux Règnes : les mitochondries, chondriosomes ou plastosomes, organites dont les fonctions seraient d'ailleurs encore à préciser. Ces controverses ne paraissent pas terminées, et leur conclusion définitive ne peut qu'être facilitée par une étude précise de la cellule des Algues. Nous n'avons jamais perdu de vue, au cours de nos recherches, les résultats obtenus sur ces questions dans d'autres domaines, afin de les com-

parer aux nôtres, et que notre étude fût, répétons-le, non seulement une étude de Cryptogamie, mais encore une étude de Cytologie végétale et générale.

Nos recherches sont, en grande partie, d'ordre morphologique. Nous n'avons cependant jamais oublié que les formes, surtout en Cytologie, n'ont pas de valeur absolue et intrinsèque ; elles sont relatives à l'état physique du milieu et conditionnées par lui. Elles dépendent aussi des actes biochimiques s'accomplissant à leur niveau, c'est à dire des états fonctionnels dont elles sont la manifestation visible. C'est à ce titre surtout, comme les différentes pièces d'un mécanisme, diversement conformées suivant leur rôle, qu'elles sont intéressantes et qu'elles méritent d'être étudiées, et c'est pourquoi nous croyons, après CLAUDE BERNARD, que, si l'anatomie « est une science stérile par elle-même », c'est cependant « la base nécessaire » de toutes les recherches physiologiques.

C'est dans cet esprit que nous avons conçu notre étude. Aussi voulons-nous penser qu'elle contribuera à rendre plus approfondie et plus sûre l'analyse du fonctionnement de la cellule.

Les considérations précédentes dictent le plan de notre travail. Dans un chapitre préliminaire, nous exposerons, pour l'intelligence des discussions ultérieures, la genèse et l'état actuel des théories concernant la structure du cytoplasme, ainsi que la nature et le rôle de ses organites fondamentaux ; nous tâcherons d'être bref, et, sans faire une stricte chronologie, nous nous bornerons à un aperçu raisonné de cette importante partie de la cytologie générale. Nous examinerons ensuite, par ordre historique, les travaux de ceux qui nous devancèrent dans l'étude

du protoplasma des Algues ; nous pourrons ainsi préciser l'étendue de notre tâche. Puis, nous aborderons les chapitres les plus importants de ce Mémoire : ce sont ceux où nous ferons l'exposé détaillé de nos recherches. Enfin, après avoir résumé celles-ci le plus brièvement possible, nous interpréterons les résultats qui s'en dégagent, et nous chercherons s'ils jettent vraiment quelque lumière sur l'Algologie et sur la Cytologie.

*
* *

Ces recherches ont été entreprises sous la direction de M. GUILLIERMOND ; nous devons à cet éminent savant le meilleur de notre éducation scientifique ; il a été pour nous un maître et un ami. En témoignage de notre inaltérable et profonde reconnaissance, nous le prions de bien vouloir accepter l'hommage d'un travail auquel il a très largement contribué.

M. le Professeur MANGIN nous a prodigué ses encouragements et les marques les plus précieuses de son attention. Qu'il veuille bien voir dans la dédicace de ce Mémoire, l'expression de la gratitude et du respectueux attachement de l'auteur.

A M. le Doyen DEPÉRET, qui nous a toujours donné les directives les plus éclairées, nous exprimons notre très vive reconnaissance.

M. le Professeur CAULLERY, en nous recevant au laboratoire de Wimereux, s'est acquis un droit à notre gratitude ; qu'il nous permette de lui dire que nous n'ignorons pas tout ce que nous devons à ses bienveillants conseils.

M. le Professeur PÉREZ nous a accueilli à Wimereux

avec une amabilité que nous ne pourrions oublier et dont nous le remercions bien vivement.

Notre maître de la Faculté de Médecine, M. le Professeur POLICARD nous a donné des enseignements qui resteront gravés dans notre mémoire ; nous lui en sommes profondément reconnaissant, ainsi que de ses aimables et si profitables critiques relatives à la partie de notre travail concernant la cytologie générale.

Ces recherches ont été faites au laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Lyon ; nous tenons à remercier M. le Professeur GÉRARD de l'hospitalité qu'il nous y a consentie.

MM. CHIFFLOT et FAUCHERON ont favorisé nos travaux, à Lyon, avec une complaisance que nous n'oublierons pas ; — M. SOLLAUD, à Wimereux, s'est ingénié à faciliter notre tâche ; enfin, M. J. DUFRÉNOY nous a été un auxiliaire aussi savant que dévoué.

Nous dirons encore à notre ami M. EMBERGER quel bon souvenir nous gardons de nos heures d'intime collaboration ; nous le remercions très affectueusement de tous les services qu'il nous a rendus, ainsi que le D^r NOËL, dont la compétence en histologie fut pour nous un secours dont nous avons abusé.

Nous sommes très reconnaissant à M. le Professeur GASTON BONNIER de l'honneur qu'il nous fait en acceptant de présider le jury de notre thèse.

RECHERCHES
SUR LES
CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES
DU
CYTOPLASMA DES ALGUES

PREMIÈRE PARTIE

EXPOSÉ DE NOS CONNAISSANCES SUR LES
CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DU CYTOPLASMA

Cet exposé comprendra naturellement deux parties : dans la première, en nous plaçant à un point de vue très général, nous dirons l'état actuel de la question dans la cellule des Animaux et des Végétaux ; — dans un second paragraphe, nous exposerons en détail tous les travaux relatifs à la morphologie du cytoplasma dans le domaine plus restreint des Algues.

ARTICLE I^{er}

*État actuel de la question dans les cellules
animales et végétales*

Les premiers cytologistes n'avaient pas été sans étudier le cytoplasma ; ils avaient synthétisé leurs observations

en théories diverses dont trois sont classiques. BÜTSCHLI considérait le protoplasma comme formé d'innombrables alvéoles juxtaposées, dont l'ensemble, selon une remarque d'OSTWALD, constitue un appareil osmotique à grand rendement ; dans chacune de ces alvéoles se produiraient les principaux actes de métabolisme cellulaire. Pour HANSTEIN, le cytoplasma est comparable à une éponge, dont le réticulum, assez consistant (spongioplasme), retient une masse liquide (hyaloplasme). Enfin, FLEMMING a soutenu que le protoplasma est constitué par un amas de filaments (*Filarmasse*) enveloppé d'une substance plus ou moins fluidé.

Dans un ordre d'idées bien différent, plusieurs biologistes, contemporains des précédents, avaient émis, sur la structure de la cellule, à la suite de diverses considérations théoriques, des hypothèses variées, mais concluant toutes à la présence dans le protoplasma de particules vivantes, individualisées, qui seraient les vrais et uniques agents de son fonctionnement. Ce sont les « unités physiologiques » de H. SPENCER, les « gemmules » de DARWIN, les « corps idioplasmiques » de NÆGELI, les « pangènes » de DE VRIES, les « plasomes » de WIESNER. Ces conceptions n'étaient pas basées sur des faits, aucun des auteurs cités n'ayant vu les individualités organiques dont ils postulaient l'existence ; ces particules étaient, en effet, d'après eux, si ténues qu'elles échappaient à l'observation. RAPHAEL DUBOIS émet des vues analogues, mais il les précise en décrivant dans le protoplasme de nombreuses cellules, des corpuscules vésiculeux, les *vacuolides*, qu'il considère comme provenant de certaines des particules invisibles dont est essentiellement formée, pour lui, la matière vivante ; ces vacuolides

sont des agents très actifs de la vie cellulaire ; elles constituent les ferments figurés et peuvent évoluer en organites sécréteurs (plastides, leucites... etc.). De même KÜNSTLER, en observant dans le cytoplasme de certaines cellules animales, des « sphérules » très petites, paraissant douées de vitalité, et capables de se multiplier par division, tend à donner un fondement réel aux théories précédentes. Mais ce n'est que plusieurs années après, qu'ALTMANN vint leur fournir une base vraiment précise.

Au moyen d'une méthode spéciale (fixation dans un mélange de bichromate de potassium et d'acide osmique ; coloration des coupes par la fuchsine acide, suivie d'une régression dans l'alcool picriqué à saturation), ALTMANN put déceler très nettement, au sein du protoplasme, dans un grand nombre de cellules, des filaments, des bâtonnets, et des grains, auxquels il reconnut de très importantes fonctions. Les filaments que l'histologiste allemand appelle « filaments végétatifs » peuvent, en effet, se segmenter pour former les grains, les « granula » ; or, ceux-ci ont un pouvoir élaborateur considérable ; ainsi pour prendre un exemple, on voit, dans les cellules hépatiques, les « granula » colorés en rouge par la fuchsine, entourés d'une couche de graisse d'épaisseur variable, teinte en noir par la réduction de l'acide osmique ; il est évident, pour l'auteur, que cette graisse est le produit de l'activité des grains. ALTMANN observe d'ailleurs des faits analogues à l'origine des pigments et des grains de zymogène. Aussi considère-t-il les « filaments végétatifs » et les « granula » comme les parties vraiment vivantes et actives du cytoplasme. Il les réunit sous le nom de *bioblastes*, admit leur persistance autonome à travers les générations, tout bioblaste provenant de la division d'un bioblaste

préexistant et formula à ce propos l'aphorisme classique *Omne granulum e granulo*.

En 1891, L. et R. ZOJA observaient dans l'œuf d'*Helix* des « plastidules fuchsinophiles », petits grains fort semblables aux granula d'ALTMANN, et qui se changent en graisse. Et, dans un tout autre domaine, ZIMMERMANN (1892) décrit dans les cellules des parenchymes assimilateurs des Végétaux (la feuille de *Tradescantia albiflora* est un objet d'étude particulièrement favorable), des sphérules colorables par la fuchsine acide qu'il assimile aux granula ; ces éléments constituent, d'après lui, une fraction importante des grains décrits depuis HANSTEIN dans le cytoplasme des Végétaux, sous le nom vague de « microsomes ».

En 1897, BENDA fit l'essai sur des testicules de Mammifères (Souris) d'une nouvelle méthode de coloration, basée sur les propriétés de la laque d'alizarine (1). Il put ainsi mettre en évidence, dans le cytoplasma des spermatozoïdes, des « granulations nouvelles » qui lui parurent de grande importance, car ce sont elles, déjà entrevues par VON BRUNN, qui en s'alignant, forment le filament spiralé du spermatozoïde, bien connu depuis longtemps. BENDA voulut aussitôt généraliser cette observation en étudiant les cellules testiculaires d'un grand nombre de Vertébrés

1. Il est indispensable d'indiquer ici les caractéristiques principales de cette importante méthode. Le fixateur employé est le liquide de FLEMMING fort ; mais l'acide acétique n'y entre qu'en beaucoup moins grande quantité (III, IV gouttes) que dans la formule originale. La fixation est complétée par un séjour rapide des objets dans un mélange d'acide pyroligneux et d'acide chromique, puis dans une solution de bichromate de potassium à 3 p. 100. La coloration comprend un mordantage par l'alun de fer, un traitement par le sulfalizarinate de soude, puis par le violet-crystal à chaud, qui donne la teinte définitive.

et d'Invertébrés ; partout, il retrouva ses grains. Persuadé qu'il avait découvert de nouveaux organes du corps cellulaire, il leur donna (1898) le nom de *mitochondries* (μῖτος = filament ; χονδρίον = petit grain) ; il rappelait ainsi la propriété qu'ont ces grains de s'aligner le long des trabécules cytoplasmiques pour former des chapelets ou *chondriomites*, qui, parfois, donnent même presque l'impression de filaments.

Vers la même époque (1900-1903) un autre cytologiste allemand, MEVES, étudia le développement des spermatozoïdes chez deux Mollusques (*Paludina* et *Pygaera*). Il retrouve les mitochondries et suit en détail leur évolution pendant la spermatogénèse. Nous ne pourrions donner un aperçu, même sommaire, de ces travaux classiques de MEVES sans sortir du cadre que nous nous sommes tracé. Nous indiquerons seulement les résultats les plus importants acquis par l'auteur. Au cours du processus spermatogénétique, les mitochondries, réparties par le jeu des cinèses en quantités égales dans les éléments séminaux des divers ordres, se fusionnent pour former, dans le spermatozoïde mûr, un organe assez compact, voisin du noyau. VON LA VALETTE SAINT-GEORGE, bien auparavant, avait observé dans les spermatides des Insectes, un corps analogue, provenant de la condensation de granules protoplasmiques ou cytomicrosomes, et lui avait donné, le nom de « Nebenkern » pour rappeler sa position juxtanucléaire. MEVES assimila aussitôt les cytomicrosomes aux mitochondries et révéla ainsi la véritable nature du « Nebenkern ».

MEVES poursuivit dès lors très activement ses recherches sur les mitochondries. En 1904, pour la première fois, il mettait en évidence les nouveaux éléments dans le cyto-

plasme des Végétaux ; il parvenait, en effet à déceler dans les cellules nourricières du pollen de *Nymphea*, des chondriomites allongés et à grain très fin, ayant l'allure de filaments homogènes. Dans le même ordre d'idées, nous noterons ici, qu'en 1906, VON SMIRNOW retrouve des éléments absolument identiques dans la racine d'*Hya-cinthus orientalis*, dont l'existence est indubitable puisqu'on peut les observer sur le vivant ; on reconnaît alors que les filaments, qui paraissent continus sur les préparations fixées et colorées, sont, en réalité, formés de granules alignés.

On voit que le concept de mitochondrie était alors étroitement lié à la notion morphologique de « grain ». toute unité mitochondriale étant considérée comme forcément granuleuse. Et cependant, bien des dessins de BENDA ou de MEVES nous montrent des chondriomites paraissant très difficilement résolubles en chaîne de grains, apparence si nette que, contre elle, l'observation de VON SMIRNOW, rapportée plus haut, n'a pas grande valeur. De fait, dès 1907, MEVES est le premier à reconnaître que la plupart de ces filaments, longs ou courts, ont une structure continue. Possédant tous les caractères histochimiques des grains déjà connus, ce sont de véritables mitochondries, bacillaires ou filamenteuses. MEVES les caractérise par le nom de chondriocotes (*χοντιός* = bâton). Le terme « mitochondrie » est, dès lors, réservé pour les éléments granuleux, tandis que les chaînes de grains gardent leur appellation primitive, restent des chondriomites. MEVES crée en même temps une dénomination générale applicable à tous ces types morphologiques : les filaments, les grains, les chaînes porteront désormais le nom commun de *chondriosomes*

(σῶμα = corps, corpuscule), tandis que leur ensemble à l'intérieur d'un élément cellulaire constituera, dans la terminologie cytologique, le *chondriome* de cette cellule.

Ces précisions données par MEVES des formes mitochondriales ont été d'une extrême importance pour l'évolution de nos connaissances sur la structure du cytoplasme. Pour la première fois, en effet, on distinguait avec netteté, au sein du protoplasma cellulaire, un système de corps parfaitement définis au point de vue morphologique et, mieux encore peut-être, au point de vue chimique. La très faible quantité d'acide acétique tolérée pour une bonne fixation (voir note 1, p. 4), montre en effet le caractère commun de tous ces éléments d'être formés d'une substance décomposable par cet acide ; la coloration par le violet-crystal est moins spécifique, car elle met en évidence quelques grains de sécrétion et, d'autre part, on peut lui substituer sans difficulté la laque ferrique d'hématoxyline, comme l'a fait MEVES en 1907 ; elle est cependant assez élective et, par exemple, sépare d'une façon parfaite les chondriosomes teints en bleu violet intense, du noyau et de la plupart des produits cellulaires.

Pour ces diverses raisons, les chondriosomes ont pris, à partir de ce moment, une place absolument privilégiée parmi tout les éléments figurés décrits dans le cytoplasme. Beaucoup de ceux-ci furent d'ailleurs presque aussitôt rattachés au chondriome. Nous ne citerons que les plus importants. Tels sont, en premier lieu, les bioblastes d'Altmann ; MEVES n'hésita pas, en effet, à assimiler les « filaments végétatifs » aux chondriocentes et les « granula » aux mitochondries ; entre ces formations, il existe, non seulement une analogie morpholo-

gique complète, mais encore des caractères histochimiques communs; et il convient, à ce propos, de souligner ici que l'acide acétique était proscrit du fixateur employé par ALTMANN (voir p. 3). Les « plastidules fuchsinophiles » des frères ZOJA sont, de même, identiques aux mitochondries. Il faut aussi assimiler aux chondriocentes les filaments « vermiculaires » observés en 1899 et 1900, par LAGUESSE, dans les cellules des acini sécréteurs du pancréas; à ces filaments, dont l'existence réelle n'est pas douteuse, puisqu'on peut les colorer vitalement par le vert Janus, l'histologiste français avait donné le nom d'« ergastidions » (= petits ouvriers), parce qu'ils élaborent nettement les grains de zymogène, au milieu de petites varicosités formées sur leur trajet.

Si l'on veut bien se rappeler que les bioblastes et les plastidules sont, comme les ergastidions, des organites essentiellement élaborateurs (voir p. 3 et 4), et que tous ces corps rentrent dans la catégorie des chondriosomes, on n'hésitera pas à attribuer à ceux-ci un important rôle d'élaboration au sein de la cellule. C'est ce qu'a fait MEVES dans un remarquable travail paru en 1908. Il y expose ses recherches sur les chondriosomes de l'embryon de Poulet aux premiers stades de son évolution, puis il développe les conceptions que lui a suggérées son expérience déjà longue. Pour lui, ce n'est pas le noyau seul qui supporte les caractères héréditaires; le cytoplasme joue, lui aussi, un rôle important, comme l'ont manifesté certaines expériences d'embryologie expérimentale: celle de GODLEWSKI est classique; il féconde des fragments anucléés d'œufs d'Oursin (*Echinus*) au moyen du sperme d'un Crinoïde (*Antedon*) et il obtient des larves à caractères purement maternels, c'est à dire des gastrulas

d'*Echinus*. Les éléments agissant dans de tels phénomènes sont, pour MEVES, les chondriosomes : eux seuls, d'ailleurs, représentent l'apport protoplasmique du gamète mâle et leur pénétration dans l'œuf, avec le spermatozoïde, au moment de la fécondation, ne saurait être mise en doute. — Au cours de l'ontogenèse, le chondriome prend une part directe, comme nous venons de le dire, à l'élaboration de beaucoup de produits, et il joue un rôle non moins actif dans l'édification des « différenciations cellulaires » ou « formations paraplastiques », pour employer le terme de MEVES (myofibrilles par exemple), qui caractérisent divers tissus.

Ces vues étaient alors en partie hypothétiques. Pour étayer la notion de l'activité élaboratrice des chondriosomes, il n'existait guère que les travaux d'ALTMANN et des ZOJA, ainsi que des observations de BENDA sur le rôle des mitochondries dans l'édification des myofibrilles. Mais cette hypothèse était féconde ; elle donnait un fondement définitif à la théorie du chondriome, et les innombrables faits, accumulés depuis lors, l'ont vérifiée dans ses grandes lignes.

En 1910, MEVES décrit la naissance des fibrilles des faisceaux connectifs aux dépens des chondriocontes des cellules fixes (fibroblastes) ; son élève DUESBERG précise le rôle des chondriosomes dans la genèse des myofibrilles, et HOVEN, que l'on peut rattacher à cette École, soutient l'origine mitochondriale des neurofibrilles. Tous ces phénomènes s'effectuent suivant un schéma peu différent consistant dans la transformation morphologique et chimique du chondrioconte en corps « paraplastique » ; entre ces deux points extrêmes, on peut saisir des termes intermédiaires où le chondrioconte, déjà très évolué, a

pris certains caractères de la future « différenciation », tout en gardant trace encore de sa nature mitochondriale (1). HOVEN apporte, à la même époque (1910-11) des faits importants en faveur du rôle des chondriosomes dans l'élaboration de grains de sécrétion divers (pancréas, glandes salivaires et mammaire). A ce moment, et pour rappeler ce rôle plastique essentiel des éléments mitochondriaux, MEVES a modifié la nomenclature; il a abandonné les termes de chondriosomes, de chondriocontes, de mitochondries, pour les remplacer par ceux de *plastosomes*, *plastocontes*, *plastochondries*, qui sont plus suggestifs. C'est aussi en 1910, que MEVES a pu enfin directement observer l'attitude des éléments mitochondriaux pendant l'acte fécondateur; il a vu que, dans l'œuf d'*Ascaris*, les mitochondries mâles apportées par le spermatozoïde se distinguent des mitochondries femelles, aux tous premiers stades, grâce à leur taille plus volumineuse; elles se fragmentent ensuite, puis se répandent parmi les mitochondries de l'œuf, avec lesquelles elles se confondent bientôt. Le savant allemand a encore tiré des faits en faveur de sa théorie, par l'étude de la fécondation chez *Phallusia* (1913); *Filaria*; *Mytilus* (1915); *Oxyuris* (1920); chez ce Nématode, le segment caudal du spermatozoïde est recouvert d'une mince écorce mitochondriale; après pénétration du gamète mâle à l'intérieur de l'œuf, cette écorce se résoud en petits grains de la même taille

1. Il est cependant certain que ce rôle actif des chondriosomes dans la genèse des « différenciations paraplasmiques » a été exagéré. Les neurofibrilles, dont l'existence réelle serait d'ailleurs encore à démontrer, n'ont, d'après E.-V. COWDREY (1914), jamais rien de commun avec les chondriosomes. Quant aux fibrilles connectives, leur précipitation au sein de la substance fondamentale du tissu conjonctif paraît vraiment sans rapports avec l'activité mitochondriale des cellules de ce tissu.

que les mitochondries femelles, avec lesquelles elles se confondent très rapidement.

MEVES qui, le premier, décela les chondriosomes de la cellule végétale (voir p. 5), est revenu, tout récemment (1917) à leur étude. Dans un important mémoire, il précise l'évolution du chondriome dans les racines, les tiges, les feuilles de plusieurs Phanérogames (*Hydrocharis morsus-Ranae*; *Tradescantia albiflora*; *Chlorophytum Sternbergianum*). Il observe, dans les cellules embryonnaires des méristèmes, des chondriocontes absolument semblables à ceux de la cellule animale. Dans les organes verts, au fur et à mesure de la différenciation des tissus, il décrit la transformation des chondriosomes en chloroplastes (1), vérifiant ainsi les observations fondamentales de GUILLIERMOND, sur lesquelles nous reviendrons plus loin; pour l'auteur allemand, ces chloroplastes sont des « formations paraplastiques », c'est à dire de vrais éléments structuraux; le processus qui leur donne naissance est comparable à celui par lequel apparaissent les myofibrilles ou les fibres connectives des tissus animaux. Tous les éléments mitochondriaux des cellules embryonnaires prennent part, selon MEVES, à cette évolution; et,

1. C'est SCHIMPER qui a créé la notion de *plaste* (= *leucite* de VAN TIEGHEM). Il a remarqué que, sous beaucoup de produits figurés de la cellule végétale (grains d'amidon, de chlorophylle, de pigments), se cache un substratum albuminoïde, qui semble jouer un rôle élaborateur actif. C'est cette petite masse protéique qui constitue le plaste. Il faut distinguer les *chloroplastes*, qui portent la chlorophylle, les *amyloplast*es qui forment les grains d'amidon, les *chromoplastes* qui élaborent les pigments carotiniens et xanthophylliens, enfin les *leucoplastes* qui sont des plastes momentanément inactifs. SCHIMPER, puis A. MEYER, ont soutenu que les plastes sont des organites fondamentaux de la cellule végétale, se multipliant exclusivement par division et se transmettant, par les gamètes, d'une génération à l'autre. Cette théorie, alors hypothétique, a été démontrée exacte par GUILLIERMOND, comme nous le dirons plus loin.

dans une cellule adulte d'un parenchyme assimilateur, il ne reste plus de chondriosomes indifférenciés. Les éléments que l'on a décrits (GUILLIERMOND, voir plus loin) ou que l'on serait tenté de considérer comme tels (granula de ZIMMERMANN, voir p. 4), ne sont en réalité que des « grains de métaplasme », sur l'exacte nature desquels l'auteur ne se prononce pas. Dans les organes sans chlorophylle, MEVES décrit l'élaboration des grains d'amidon (formation des amyloplastés), selon le processus découvert par GUILLIERMOND, et sur lequel nous insistons plus loin. Enfin, dans un travail un peu postérieur (1918), MEVES observe, pendant la différenciation des tubes-criblés de *Chlorophytum*, une transformation intégrale des chondriosomes en sphérules protéiques : on voit, en effet, dans les cellules du plérôme qui évoluent en tubes criblés, les chondriocontes se renfler à leur extrémité et prendre ainsi l'allure de massue, puis de raquette. Le globule ainsi formé s'accroît et atteint sa taille définitive, tandis que la queue mitochondriale disparaît.

MEVES a synthétisé l'ensemble de ces résultats dans un Mémoire paru en 1918. La théorie qui s'en dégage peut, très brièvement, être résumée ainsi : dans les gamètes de tous les Êtres vivants, il existe des organites fondamentaux du cytoplasme, les chondriosomes; en eux sont localisés les caractères héréditaires se transmettant par le protoplasme. Au cours de l'ontogenèse, ces éléments prennent une part directe à toutes les différenciations et à toutes les élaborations; ils épuisent ainsi leur vitalité; parfois même, les cellules arrivées au terme de leur spécialisation ne renferment plus de chondriosomes; elles contiennent seulement des formations paraplastiques et sont désormais incapables de développement

ultérieur (cellules des parenchymes assimilateurs des Végétaux verts par exemple). Mais, dans un organisme quelconque, un certain nombre de cellules conservent toujours leur chondriome partiellement ou totalement intact. Elles gardent ainsi, pour MEVES, leurs potentialités, et, seules, elles pourront revenir, quand le moment sera venu, à l'activité embryonnaire (1).

Nous avons jusqu'ici exclusivement exposé les recherches de MEVES et de son École, afin d'en mieux faire ressortir les caractères originaux et comprendre l'évolution. Mais il ne faudrait pas croire que le monopole des études sur les organites fondamentaux du cytoplasme appartienne à MEVES et à ses élèves. D'autres savants, en effet, nous ont acquis, sur ces problèmes, des notions capitales.

A partir de 1908, REGAUD publie sur les chondriosomes divers travaux d'une importance absolument fondamentale. En étudiant les formations mitochondriales de l'épithélium séminal du Rat, il apporte, en particulier, une nouvelle méthode de fixation de ces organites au moyen de liquides à base de formol et ne renfermant pas d'acide acétique ni d'alcool. Il est nécessaire, pour obtenir de bons résultats, de mordancer les objets fixés par ces liquides dans une solution de bichromate de potassium; au sortir de ce bain, les pièces peuvent être, sans danger, traitées par l'alcool, alors que, sans mordantage préa-

1. RUBASCHKIN (1910-1913), en étudiant le développement des Mammifères (Cobaye) a pu montrer que, dès le début de la différenciation des tissus, un certain nombre de cellules restent à l'état embryonnaire, ainsi que le manifeste leur chondriome dont les éléments demeurent exclusivement granuleux et en apparence inactifs, comme dans l'œuf. Ce sont ces cellules qui continuent la lignée embryonnaire au milieu des tissus et ce sont elles qui formeront les futurs gamètes.

lable, l'action de l'alcool aurait empêché la coloration des chondriosomes. REGAUD donne la théorie de ces phénomènes, en considérant les éléments mitochondriaux comme formés d'une substance soluble dans l'alcool, mais que le bichromate de K insolubilise. Les corps lipoïdes jouissant précisément de ces propriétés, l'auteur pense que la « substance mitochondriale » est principalement formée de lipoïdes (1). REGAUD insistera toujours beaucoup sur ce caractère histochimique des chondriosomes, qu'il considère comme ayant une importance prépondérante. Les caractères morphologiques de ces organites (c'est à dire leur forme, granuleuse ou filamenteuse), surtout envisagés par MEVES, n'ont, d'après l'histologiste français, qu'une signification moindre, car il existe dans le cytoplasme des grains et des filaments qui, par ailleurs, se séparent absolument du chondriome. De même, tandis que MEVES s'est surtout appliqué à élucider le rôle des chondriosomes dans la mécanique embryogénique, REGAUD et ses élèves ont

1. Les recherches de FAURÉ-FRÉMIET (1908-1910) sont arrivées à une conclusion analogue ; elles ont porté sur les chondriosomes de diverses cellules (œuf d'*Iulus*, cellules sexuelles), et surtout sur ceux, parfaitement caractérisés, des Protozoaires. L'auteur avait remarqué que ces éléments étaient solubles dans les solvants des graisses (alcool, xylol, chloroforme, éther, etc.), mais qu'une fixation par des liquides contenant des sels de métaux lourds (Cr ; Os) les insolubilisait. Comme, même après dissolution, il arrivait encore parfois à teindre incomplètement une sorte de résidu mitochondrial, sans doute de nature protéique, FAURÉ-FRÉMIET suppose que les chondriosomes sont formés d'un substratum albuminoïde, imprégné de lipoïdes. A la suite de recherches faites en collaboration avec MAYER et SCHÆFFER, FAURÉ-FRÉMIET est arrivé aux mêmes résultats : en étudiant *in vitro* l'action des fixateurs mitochondriaux sur les lipoïdes, ces auteurs ont constaté, en effet, que les lipoïdes ainsi traités étaient devenus à la fois insolubles dans leurs solvants habituels et colorables par les diverses teintures recommandées pour mettre en évidence les chondriosomes.

exclusivement recherché la part prise par le chondriome dans l'élaboration des divers produits de l'activité de la cellule.

Ainsi, REGAUD démontre que les grains de ségrégation de nature lipofide apparaissant, à certains stades, dans les cellules des tubes contournés du rein des Amphibiens et des Ophidiens, sont produits par les chondriosomes. A un certain moment, ceux-ci se renflent en effet à une de leurs extrémités ou à leurs deux extrémités; ces renflements s'accroissent aux dépens de l'élément mitochondrial qui disparaît; finalement ils s'isolent.

Dans un ordre d'idées semblable, REGAUD et MAWAS, étudiant les glandes salivaires (parotide, sublinguale), observent dans des cellules des acini sécréteurs de ces glandes, lorsque celles-ci sont à l'état de repos, un chondriome très abondant, formé surtout de chondriocontes; au contraire, lorsqu'elles sont en fonctionnement, il s'y accumule des grains de ségrégation de nature zymogène, dont la quantité augmente jusqu'au moment de l'excrétion exocellulaire; en même temps, le chondriome se réduit à un tel point qu'il peut, à la fin de cette mise en charge, passer complètement inaperçu. REGAUD et MAWAS ont montré que ces grains de zymogène sont produits par l'accroissement de petits granules, formés sur le trajet des chondriocontes, et qui s'isolent tandis que disparaît le filament mitochondrial générateur.

C'est pour de semblables granules, issus d'un chondriosome, et destinés à se transformer en produit de sécrétion, que PRENANT a créé le terme de chondrioplaste ou plaste, signifiant « organite élaborateur », et qui a certainement l'avantage de bien faire ressortir que les plastes de SCHIMPER (voir p. 11) ne sont pas des formations

spécifiques de la cellule végétale, mais ont leur analogue dans la cellule animale.

En 1911, un histologiste de l'école de REGAUD, DUBREUIL, mettait en évidence le chondriome dans les cellules de la lignée connective (lymphocytes, clasmotocytes, cellules fixés..., etc...); il parvenait à suivre le processus de formation des graisses dans les cellules adipeuses, en montrant que les premières gouttelettes de matière grasse apparaissent dans des vésicules formées sur les chondriocontes de la cellule fixe. Un cytologiste portugais, ATHIAS, a récemment observé des phénomènes analogues dans les cellules interstitielles de l'ovaire des Cheirop-
tères; mais sa description paraît encore plus convaincante que celle de DUBREUIL, parce qu'au lieu d'employer, comme ce dernier, les fixateurs de REGAUD qui ne peuvent caractériser les graisses, il adopte la méthode de BENDA qui localise le globule adipeux noirci par l'acide osmique au sein d'une vésicule mitochondriale teinte en violet.

POLICARD, en réalisant certaines conditions expérimentales, a pu observer la formation, dans les cellules hépatiques, d'aiguilles cristallines d'hémoglobine ou d'un pigment voisin; ces cristaux se forment par épaissement local et transformation des chondriocontes de ces cellules. C'est une des premières fois qu'était signalée l'origine mitochondriale des pigments. PRENANT et ses élèves (M^{lle} ASVADOUROVA, VERNE), ont soutenu, de leur côté, que beaucoup de pigments (épithélium cornéen de la larve de *Bufo*, carotinoïdes de la carapace de divers Crustacés), apparaissent aux dépens des chondriosomes; les faits expérimentaux qu'ils apportent paraissent cependant moins convaincants que ceux de POLICARD. Par contre, MULON semble bien avoir démontré la formation

mitochondriale du pigment dans les cellules corticales de la capsule surrénale du cobaye. Et LUNA observe dans les cellules de l'épithélium pigmentaire de la larve de *Bufo*, des chondriocontes bacilliformes, devenus à peine sidérophiles par imprégnation d'une grande quantité de pigment élaboré. LEPLAT avait déjà décrit, à l'origine du pourpre rétinien, des phénomènes analogues, et il semble bien que la formation mitochondriale de beaucoup de pigments animaux ne puisse plus être mise en doute.

REGAUD et FAYRE ont suivi la formation des grains d'éléidine de l'épiderme aux dépens des filaments d'Herxheimer des cellules malpighiennes, eux-mêmes dérivés mitochondriaux ; et, tout récemment, NOEL a mis en évidence l'élaboration par les chondriosomes des cellules hépatiques, de deux sortes de produits : les uns ayant l'aspect de grains sidérophiles ; les autres apparaissant au contraire, sous forme de vésicules claires cerclées par la substance mitochondriale ; leur nature est encore inconnue.

Il faut bien remarquer que, jamais l'ensemble du chondriome de la cellule ne participe au processus élaborateur ; il subsiste toujours un certain nombre d'éléments mitochondriaux qui ne se transforment pas ; CHAMPY a particulièrement bien vu ces chondriosomes indifférenciés, et il les distingue, sous le nom de « mitochondries végétatives », des chondrioplastes.

Tous ces faits ont été synthétisés par REGAUD dans sa théorie des « mitochondries, organites de la fonction éclectique et pharmacopexique des cellules ». Pour ce savant, ce sont les chondriosomes qui sont chargés de puiser dans le milieu ambiant les matériaux nécessaires à la vie de la cellule, de les fixer au sein même du proto-

plasme, de les y transformer, et enfin de dégager le produit de cette élaboration pour l'excréter ou le mettre en réserve; le chondriome serait donc l'agent essentiel de l'activité sécrétoire; il jouerait aussi un rôle des plus importants dans la fixation des composés médicamenteux introduits dans l'organisme, qu'il serait capable d'arrêter au niveau des divers éléments cellulaires. Pour expliquer l'électivité dont ceux-ci font preuve vis à vis des substances en contact avec eux, c'est à dire l'extrême facilité avec laquelle ils retiennent certains corps, pour en refuser d'autres, et l'infinie variété de ces choix, il faut admettre qu'il existe des catégories très nombreuses de chondriosomes, dont chacune caractérise un organe déterminé, et dont chacune est adaptée à des opérations électives également déterminées. Cette supposition n'a rien d'in vraisemblable; car, de toutes les recherches de REGAUD, se dégage la notion d'une réaction très variable du chondriome, vis à vis d'un même fixateur, selon l'organe envisagé : tel liquide, agissant pendant un temps donné, détruira les éléments mitochondriaux de tel organe, et conservera parfaitement ceux de tel autre. De semblables différences sont l'indice d'une composition chimique qui n'est jamais exactement la même; elles donnent le plus vif intérêt à l'hypothèse de REGAUD.

L'activité de l'École de Lyon a donc été très grande. C'est aux travaux de ses savants que sont dues nos principales connaissances sur l'élaboration des grains de ségrégation les plus divers, et nous venons de dire la magistrale synthèse dans laquelle REGAUD a réuni tous ces faits. L'École de MEVES n'avait apporté, sur ces points, que peu de données positives, car elle s'était surtout attachée à mettre en lumière les différenciations proto-

plasmiques d'origine mitochondriale, et le rôle des chondriosomes dans l'hérédité. REGAUD est en outre plus chimiste que MEVES, et nous trouvons dans son œuvre des idées et des faits très suggestifs, concernant les caractères histochimiques des chondriosomes. Les deux Écoles se complètent et s'accordent parfaitement; toutes deux, en effet, reconnaissent la réalité du chondriome, l'autonomie de ses éléments, et la part active qu'ils prennent au fonctionnement de la cellule.

C'est de l'école de REGAUD qu'il faut rapprocher un des premiers botanistes ayant étudié les chondriosomes, GUILLIERMOND. Sa première communication est de 1911, et, avant cette date, tous les travaux sur le chondriome de la cellule végétale émanent de zoologistes (MEVES, von SMIRNOW, DUESBERG et HOVEN). Seul, en 1910, un élève de STRASBURGER, LEWITSKY, avait étudié l'évolution des mitochondries du Pois et de l'Asperge et, dans un sens tout conforme aux idées de MEVES, dont il employait la technique, il avait montré, pour la première fois, dans une courte Note, que ces organites donnent naissance, à mesure que les tissus se différencient, aux chloroplastes des organes verts et aux leucoplastes des racines (1). GUILLIERMOND reprend cette question et reconnaît qu'il existe toutes les formes de transition entre les chloroplastes : ceux-ci naissent, en effet, par un épaississement plus ou moins localisé du chondrioconte, qui prend ainsi des aspects d'haltères, de virgules, ou de fuseaux; les nodosités ainsi produites s'isolent et grossissent en se

1. En 1910, un élève de GOLGI, PENZA, avait reconnu, au moyen de techniques spéciales (méthodes d'imprégnation à l'argent), que les « mitochondries » représentent la première phase de la formation des chloroleucites et des leucites en général, mais il n'avance cette affirmation qu'avec une extrême prudence.

chargeant de chlorophylle. GUILLIERMOND étendit rapidement ses recherches aux tiges et aux racines d'un grand nombre de Végétaux (Orge, Ricin, Pois, Carotte, *Phajus*) : l'ensemble de ces résultats fait l'objet d'un important mémoire, publié en 1912. L'auteur y rappelle d'abord les travaux de SCHIMPER et d'ARTHUR (MEYER voir p. 11, note 1) concluant que les divers produits de l'activité cellulaire des Végétaux (amidon, chlorophylle, pigments carotiniens et xanthophylliens) naissent sur des plastes, organites vivants, qui se transmettent par division d'une génération à l'autre. Mais, ni SCHIMPER, ni MEYER, n'avaient pu observer les plastes dans les organes reproducteurs et dans nombre de cellules embryonnaires; aussi leurs idées n'avaient-elles pas été généralement admises, et beaucoup de botanistes, comme BELZUNG, VOUK et d'autres, plaçaient encore, à l'origine des grains de chlorophylle ou d'amidon, des processus, plus ou moins bien définis, de différenciation protoplasmique. GUILLIERMOND montre que, chez tous les Végétaux étudiés par lui, les cellules embryonnaires (méristèmes, sac embryonnaire, grains de pollen) renferment des chondriosomes absolument semblables à ceux de la cellule animale. Dans les tiges, les chondriocontes des méristèmes se différencient en s'épaississant à une de leurs extrémités ou sur leur trajet, et le grain ainsi formé est l'ébauche d'un chloroplaste. Dans les racines, les chondriocontes produisent des vésicules où l'on peut mettre en évidence, en faisant agir l'eau iodée après la laque d'hématoxyline, un grain d'amidon coloré en brun (transformé sans doute en dextrine par le fixateur) cerclé par une écorce mitochondriale sidérophile. Dans d'autres cas (tubercule de Pomme de Terre), le chondriome est

uniquement formé d'éléments granuleux ; on voit alors certaines de ces mitochondries augmenter de taille, en s'excavant peu à peu, pour former une sphérule remplie d'amidon décelable microchimiquement. Enfin, les chromoplastes (racine de Carotte) proviennent de la transformation de leucoplastes préexistants. Dans les tissus les plus spécialisés, GUILLIERMOND décrit presque toujours, à côté des plastes adultes et incapables d'évolution ultérieure, des éléments mitochondriaux indifférenciés, dont le rôle est sans doute de perpétuer le chondriome (voir p. 12, les critiques faites par MEVES à cette manière de voir).

Quoi qu'il en soit, les chondriosomes de la cellule végétale ont donc bien le même rôle élaborateur que ceux de la cellule animale ; et GUILLIERMOND rapproche ses résultats de ceux obtenus par SCHIMPER et A. MEYER : il montre que l'hypothèse de ces deux auteurs est parfaitement fondée, et que les plastes, n'étant que des chondriosomes différenciés, sont, par là même, des organites permanents de la cellule, transmissibles par les organes reproducteurs.

GUILLIERMOND a prouvé, quelques années plus tard, que les chromoplastes élaborateurs de pigments carotiniens et xanthophylliens, sont bien, comme les autres plastes, des dérivés mitochondriaux. On peut suivre leur naissance avec une précision remarquable, en examinant directement, sur le frais, des fragments de fleurs (celles des Monocotylédones sont les plus favorables), à différents stades de leur développement. Les cellules montrent tout leur contenu, souvent avec une extraordinaire netteté. Ce sont ainsi d'excellents objets d'étude, dont GUILLIERMOND a tiré le plus grand parti, en

instituant sur eux toute une série d'expériences cytologiques. Ainsi, en plaçant ces cellules dans un milieu hypotonique, on voit que les éléments du chondriome s'altèrent immédiatement en prenant l'aspect de grosses vésicules.

FAURÉ-FRÉMIET, puis les histologistes américains, M. et W. LEWIS, avaient déjà observé, dans la cellule animale, ces formes d'altérations des chondriosomes, ce qui constitue un nouveau rapprochement entre les mitochondries animales et végétales. GUILLERMOND a étudié, toujours par l'examen direct, donc avec une précision que l'on n'avait encore jamais atteinte, l'action sur la cellule des fixateurs utilisés en technique histologique; il a pu établir, entre autres faits remarquables, l'action destructrice qu'exercent sur le chondriome les liquides à base d'acide acétique ou d'alcool. Ces travaux, basés sur l'étude vitale, démontrent d'une façon qui paraît vraiment irréfutable, la réalité du chondriome et de son rôle élaborateur. Enfin, GUILLIERMOND a observé dans beaucoup de cas, et, avec une particulière netteté, dans les cellules nourricières de l'anthère d'*Iris*, l'élaboration de corps gras par les chondriosomes: il emploie la méthode d'ALTMANN, et sur les chondriocontes colorés en rouge vif par la fuchsine acide, se détachent les globules graisseux noircis par l'acide osmique.

La chlorophylle, l'amidon, des pigments, des graisses, sont par conséquent, chez les Végétaux supérieurs, des produits de l'activité des chondriosomes (1). Ce proces-

1. Ces faits ont été intégralement confirmés par de nombreux auteurs, d'origine très différente. Nous citerons, comme particulièrement probantes, les recherches d'ALVARADO, de l'École de CAJAL, effectuées à l'aide d'une méthode spéciale d'imprégnation à l'argent; tout récemment, MASCRÉ, élève de GUIGNARD, a adopté un point de vue identique.

sus est donc très général, mais d'une généralité qui n'est pas absolue comme on le croyait autrefois. Un très grand nombre de substances naissent à l'intérieur des éléments mitochondriaux ; certaines, ainsi que nous allons le dire, ont une origine indépendante de ceux-ci.

En 1914, GUILLIERMOND a observé que l'anthocyane et les substances à réactions phénoliques qui abondent chez les Végétaux verts, apparaissent sous forme de filaments flexueux, de bâtonnets et de granules, ayant absolument l'allure de chondriosomes ; souvent, lorsqu'il s'agit de pigment anthocyanique, comme dans les dents des jeunes folioles du Rosier, ces éléments sont visibles sur le vivant grâce à la coloration rouge du pigment qui les imprègne ; sur coupes, fixées et colorées par la méthode de REGAUD, ils apparaissent sous forme de filaments allongés et de grains, plus ou moins sidérophiles, mais où l'on peut toujours distinguer, par une régression suffisante, un centre, correspondant au composé phénolique, et une écorce très mince colorée en noir par l'hématoxyline. Ces corpuscules se gonflent peu à peu, s'anastomosent et finissent par se fusionner en grandes vacuoles. GUILLIERMOND a d'abord interprété ces faits en supposant que certaines mitochondries chargées d'élaborer l'anthocyane et ses variétés incolores, se transforment, se gonflent, par suite de l'accumulation de ces substances, pour former enfin les vacuoles. GUILLIERMOND ne soutient plus aujourd'hui cette interprétation. L'observation d'un beaucoup plus grand nombre de cas lui a révélé qu'il existe en réalité de grandes différences, au point de vue histochimique, entre les chondriosomes et ces jeunes vacuoles à allure mitochondriale : elles fixent instantanément tous les colorants vitaux (rouge neutre, bleus de

Nil, de crésyl, de méthylène, etc...) alors que le chondriome ne se colore sur le vivant qu'avec une extrême difficulté, et avec un nombre très restreint de teintures : violet Dahlia et vert Janus. Cette grande affinité des jeunes vacuoles pour les colorants vitaux pourrait être comprise, si l'on admettait leur nature mitochondriale, en supposant qu'il s'agit de chondriosomes imprégnés d'une substance qu'ils élaborent, et dont les propriétés, en particulier le comportement vis à vis des colorants vitaux, masquent celles du substratum actif. Malheureusement, on ne retrouve jamais, sur coupes fixées et colorées, ce chondriome dont on suppose ainsi l'existence ; les jeunes vacuoles sont généralement mal conservées par les fixateurs mitochondriaux, et lorsqu'on est arrivé à les mettre en évidence, on voit qu'elles présentent simplement l'aspect de lacunes intracytoplasmiques, en forme de sphères, d'ovoïdes plus ou moins allongés, de boyaux, remplis d'une substance (composé phénolique voisin des tannoïdes ou matière de nature encore inconnue), qui ne présente pas les réactions des chondriosomes. D'ailleurs, en plasmolysant les cellules à anthocyane de diverses fleurs (Tulipe), GUILLERMOND a obtenu la fragmentation de la grande vacuole qui contient le pigment en une quantité de petits éléments sphériques ou très allongés dont beaucoup présentent les formes qui caractérisent les très jeunes vacuoles. DE VRIES avait déjà observé un phénomène analogue dans les poils de *Drosera*, et GUILLERMOND en conclut que les aspects pseudomitochondriaux du système vacuolaire, à certains stades de son développement, sont seulement la manifestation d'un état physique particulier (concentration probablement très forte, consistance visqueuse) de la substance en

solution dans la vacuole. Cette conception avait d'ailleurs déjà été soutenue par Pensa qui avait obtenu, en se plaçant dans diverses conditions expérimentales, la pulvérisation de grandes vacuoles en petits éléments allongés présentant l'aspect des chondriosomes. Ces recherches nous ont donc fait connaître l'évolution des vacuoles, évolution qui débute par l'apparition dans le cytoplasme, d'une substance visqueuse, parce que très concentrée, en gouttelettes sphériques ou longuement étirées. Ces premiers dépôts confluent, forment des réseaux, puis de vastes poches où se dilue la matière dissoute. Ce processus est-il spécial aux Végétaux ? Il est permis d'en douter. Certes, l'évolution des vacuoles est très mal connue dans le règne animal ; mais GOLGI a décrit jadis pour la première fois, dans le cytoplasme de cellules nerveuses, un réseau, l'« apparato reticolare », que l'on peut mettre en évidence par diverses méthodes d'imprégnation argentine ou osmique. CAJAL décrit ce réseau comme formé de boyaux creux, anastomosés, et renfermant des précipités granuleux. L'« apparato reticolare » a été retrouvé dans les tissus les plus divers, toujours par les procédés d'imprégnation. Le métal paraissant se réduire avec prédilection dans les cavités capillaires, dans les fentes extrêmement ténues, il est très tentant, comme le pense GUILLIERMOND, de rapprocher l'appareil de GOLGI des réseaux vacuolaires, si bien caractérisés, de la cellule végétale. C'est d'ailleurs ce qu'a fait en 1910, l'histologiste BENSLEY ; ce savant a réussi, à l'aide d'une méthode spéciale, à mettre en évidence, dans les cellules du méristème radical d'*Allium Cepa*, un système de canalicules anastomosés, « l'appareil canaliculaire », correspondant au réseau de GOLGI. Or, ces canalicules, en se dilatant et

se fusionnant donnent peu à peu naissance aux grandes vacuoles des cellules différenciées.

GUILLIERMOND ne s'est pas seulement attaché à mettre en relief les caractères du chondriome chez les Végétaux vasculaires. Il a, dès 1913, recherché avec succès les chondriosomes dans le groupe des Thallophytes, chez divers Champignons (Pézizacées ; Endomycétacées et Levures ; Mucorinées... etc.) Il trouve partout un chondriome absolument typique, composé de chondriocontes plus ou moins longs et flexueux et de mitochondries. Ces éléments jouent certainement un rôle élaborateur, car un grand nombre d'entre eux portent des vésicules et ressemblent aux leucoplastes de beaucoup de racines. GUILLIERMOND a cru d'abord pouvoir soutenir que le contenu de cette vésicule était un corpuscule métachromatique (1), colorable en violacé par le bleu polychrome ; BEAUVERIE, qui avait décelé le chondriome chez les Basidiomycètes (Agaricinées et Urédinées), partageait d'ailleurs

1. Les corpuscules métachromatiques (BABÈS, 1887) sont très répandus chez tous les Thallophytes. Ils ont été bien caractérisés pour la première fois par GUILLIERMOND (1902), puis par A. MEYER (1904). Ils représentent en réalité, comme l'ont récemment établi DANGEARD, puis GUILLIERMOND le résultat de la condensation d'une substance, la métachromatine, primitivement en solution colloïdale dans les vacuoles. La métachromatine fixe instantanément la plupart des colorants vitaux usuels ; ces derniers lui communiquent une teinte diffuse, rouge avec le rouge neutre, rougeâtre avec les colorants bleus ou violets ; souvent alors, elle se dépose sous forme de corpuscules de dimensions variables. L'action des fixateurs a pour objet de condenser de même, mais d'une manière immédiate, la métachromatine, en corpuscules arrondis et de taille inégale. On peut alors les teindre, surtout après les fixations à l'alcool ou au formol, par l'hémalun ou par les colorants bleus d'aniline, qui leur communiquent une tonalité variant du rouge vineux au bleu violacé. L'hématoxyline ferrique, et, plus généralement les méthodes mitochondriales, ne colorent qu'exceptionnellement les éléments métachromatiques. La composition chimique de la métachromatine est à peu près inconnue. D'après GUILLIERMOND et A. MEYER, c'est une substance de réserve.

cet avis, de même que MOREAU, à la suite d'études sur les Mucorinées. Après de nouvelles recherches, confirmant celles de DANGEARD, dont nous donnerons plus loin l'exposé, le savant lyonnais a abandonné cette conception : les corpuscules métachromatiques ne sont, en effet, que des précipités vacuolaires provoqués en particulière abondance par les liquides fixateurs ; les aspects de chondriocente portant une vésicule à contenu métachromatique, sont dus à la rencontre fortuite d'un corpuscule et d'un élément mitochondrial. Il n'en est pas moins vrai que ces vésicules manifestent une activité sécrétoire ; et, si la substance ainsi produite reste encore inconnue, il importe cependant de noter que, chez les Champignons, le chondriome jouit du même rôle élaborateur que chez les autres êtres vivants (1). Tout récemment GUILLIERMOND nous a fait connaître le chondriome des *Saprolegnia* ; il est formé de chondriocentes, nettement visibles sur le vivant et qui, en s'altérant, se transforment en vésicules, comme les chondriosomes des autres Végétaux et des Animaux.

On a recherché le chondriome chez les Cryptogames verts bien plus tard que chez les Thallophytes achlorophylliens. Les premiers travaux publiés sur cette question par RUDOLPH, SAPEHIN, SCHERRER, travaux que nous exposerons plus loin, avaient montré que, chez ces Végétaux, les chromatophores ou chloroplastes persistent, indépendants des chondriosomes, pendant tout le cycle évolutif.

1. D'autres auteurs ont étudié le chondriome des Champignons. Nous n'en citerons que deux : LEWITSKY a mis en évidence, chez les Péronosporées, des chondriosomes typiques, qui donnent naissance à des grains de sécrétion particuliers, les « gelbenkörper ». De même, F. MOREAU soutient l'origine mitochondriale des cristalloïdes de protéine des Mucorinées.

GUILLIERMOND a aussitôt interprété ces résultats en admettant que, chez ces plantes, la fonction chlorophyllienne, étant exercée par toutes les cellules, a pour condition indispensable la différenciation permanente, en chloroplastes, d'un certain nombre de chondriosomes.

C'est un processus analogue qu'EMBERGER, au cours de ses recherches sur la cytologie des Ptéridophytes, a mis en évidence chez les Sélaginelles : il existe en effet, dans les cellules des méristèmes de ces plantes, un plaste unique, parfaitement individualisé, se multipliant par division, et des mitochondries, sans rapport avec lui. Par contre, chez diverses Filicinées (*Scolopendrium*; *Athyrium*; *Asplenium*...), les cellules embryonnaires renferment un chondriome formé de mitochondries et de chondriocontes, ayant tous, au premier abord, la même valeur. Un examen attentif permet de distinguer, au sein de cet ensemble, des éléments plus volumineux, plus sidérophiles que les autres, et manifestant même parfois (cellule apicale de la racine p. ex.) une activité élaboratrice; ils sont destinés à former les plastes (chloro- et amyloplast) des tissus différenciés. Or ceux-ci, même lorsqu'ils sont déjà nettement individualisés, sont capables d'arrêter leur fonctionnement, de perdre leur chlorophylle ou leur amidon, pour reprendre la forme embryonnaire de chondriocontes et même de mitochondries; ils restent cependant, très souvent, légèrement plus allongés ou plus épais que les autres chondriosomes qui les accompagnent, ce qui permet à l'observateur attentif de les reconnaître. Ultérieurement, ils se différencieront à nouveau, se chargeront de pigment ou fabriqueront de l'amidon, pour reprendre encore une fois, dans l'œuf par exemple, les caractères embryonnaires. Ce rythme se répète à chaque

génération et rappelle les processus observés chez les Thallophytes et verts la Sélaginelle; mais, tandis que dans ces Végétaux, les plastes restent toujours différenciés, chez les Filicinées ils subissent de très amples variations et se confondent presque, dans les tissus très jeunes, avec les autres chondriosomes, qui restent en apparence inactifs. Enfin, chez les Equisétinées, les cellules embryonnaires (spores) sont caractérisées par un chondriome d'aspect rigoureusement homogène dans lequel il est impossible, même avec la plus grande attention, de distinguer les éléments qui formeront les plastes de ceux qui ne se différencieront pas. L'embranchement des Ptéridophytes, intermédiaire, par tous ses caractères, entre les Thallophytes et les Phanérogames, montre donc, même dans la structure de sa cellule, les différents passages qui relient ces deux grands groupes. Le processus d'évolution indépendante des plastes, observé chez les Thallophytes, se rattache insensiblement à celui de leur origine mitochondriale, typiquement représenté chez les Equisétinées, en passant par le cas des Filicinées où, sans perdre complètement leur individualité, ils prennent cependant tous les caractères de chondriosomes. Il faut bien admettre, sous peine d'illogisme, qu'il en est de même chez les Phanérogames; mais, dans les cellules embryonnaires de ces plantes, les chondriosomes appartenant à la lignée des plastes ne peuvent être séparés morphologiquement des autres chondriosomes. D'ailleurs, en observant les méristèmes de diverses Phanérogames, au moyen de grossissements très puissants, GUILLIERMOND est arrivé à discerner, avec beaucoup d'attention, dans des cellules encore très jeunes, de légères différences d'aspect et de dimensions au sein des éléments du chon-

driome : les chondriocoques les plus allongés évoluent en plastides, tandis que les mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets se perpétuent sans changement.

GUILLIERMOND a montré que la seule conclusion à tirer de tous ces faits est qu'il existe, chez les Végétaux pourvus de plastides, au sens de SCHIMPER, c'est à dire les Végétaux verts, deux catégories de chondriosomes, dont l'une est adaptée aux diverses sécrétions résultant de la photosynthèse, et dont l'autre a des fonctions, certainement importantes, mais encore inconnues. Toutes deux jouent sans doute un rôle dans l'hérédité, et *c'est leur ensemble qui constitue le chondriome de la cellule végétale*. Des faits peut-être assez analogues existent dans la cellule animale : nous avons dit en effet quelle différence CHAMPY établit entre les « mitochondries végétatives » et les chondrioplastes (voir p. 17) ; mais cette distinction entre deux catégories de chondriosomes ne paraît pas, chez les Animaux, être permanente comme elle l'est dans les Végétaux verts. D'autre part, si les plastides adultes ont des réactions histochimiques parfois très différentes de celle des chondriosomes non spécialisés (telle est, par exemple, la résistance des chloroplastes à l'acide acétique), il ne faut pas oublier que certains éléments mitochondriaux de la cellule animale, comme les bâtonnets d'HEIDENHAIN des tubes urinaires, présentent, eux aussi, des caractères quelque peu aberrants.

D'ailleurs, on a souvent mis en parallèle le chondriome de la cellule animale et celui de la cellule végétale. COWDRY (1917) a comparé, d'une manière très précise, les caractères des chondriosomes dans les cellules pancréatiques de la Souris et dans les méristèmes de la racine de Pois ; il a conclu à l'identité du chondriome dans ces

deux types cellulaires, les caractères morphologiques et histochimiques de ce système étant les mêmes dans le pancréas et dans la racine. GUILLIERMOND (1920), qui soutient la nécessité de la cytologie comparée pour résoudre les grands problèmes d'anatomie cellulaire, à de nombreuses reprises, a comparé les caractères des organites fondamentaux du cytoplasme, dans les deux Règnes, ou dans les Champignons (*Saprolegnia*) et les Végétaux verts (Tulipe), et toujours, il a conclu à l'identité du chondriome des Animaux ou, plus généralement, des êtres sans chlorophylle, et des Végétaux verts. — Nous avons nous-même, en collaboration avec EMBERGER (1920), examiné comparativement au point de vue du chondriome, les cellules hépatiques et rénales de Grenouille et les cellules du stèle d'une Fougère (*Athyrium*), nous avons été obligé de conclure que, dans ces divers cas, les chondriosomes présentent des caractères absolument superposables.

Les recherches de GUILLIERMOND sur le chondriome des Végétaux cadrent donc parfaitement avec l'ensemble des travaux du même ordre sur la cellule animale, et, en première ligne, avec ceux de REGAUD et de ses élèves, ainsi que beaucoup d'autres cytologistes; à part quelques divergences, qui ne sont pas essentielles car elles ne portent que sur l'interprétation de certains faits, et non pas sur le fond même de la théorie, elles s'accordent avec celles de MEVES.

Des travaux de ces trois auteurs, qui se complètent et se précisent mutuellement, joints à ceux de leurs élèves, se dégage donc la notion très nette d'un chondriome formé d'éléments parfaitement caractérisés, indépendants, capables de se reproduire par division, prenant

partout une part active à l'élaboration d'un grand nombre de produits de la vie cellulaire, et représentant sans doute les supports effectifs des caractères héréditaires transmis par le protoplasme. Cette théorie présente une grande valeur, car les savants qui en ont jeté les bases sont des cytologistes d'une incontestable expérience, et l'accord entre des chercheurs aussi compétents ne peut manquer d'être très suggestif.

Les conceptions que nous venons d'exposer n'en ont pas moins été soumises à bien des critiques ; elles ont subi des amendements ; elles ont été déformées ; elles ont même été l'objet d'attaques, souvent très vives, destinées à les renverser.

Certains auteurs ont ainsi refusé aux éléments mitochondriaux tout rôle immédiat dans l'élaboration des produits du métabolisme cellulaire. Cette opinion est très répandue chez les cytologistes italiens, comme LEVI, TERNI, CALABRESI : ils admettent l'existence, dans la cellule de chondriosomes filamenteux, ou granuleux présentant tous les caractères morphologiques que leur assignent MEVES ou REGAUD ; ils ne doutent pas de leur existence réelle : TERNI a pu les observer sur le vivant (cellules séminales de *Geotriton*) et LEVI a suivi, sous le microscope, leurs évolutions dans des cellules cultivées *in vitro*. Mais ils soutiennent que ces éléments n'ont aucune part *directe* à l'élaboration des divers produits du métabolisme cellulaire, et contestent les résultats positifs obtenus dans ce sens par l'École de REGAUD ou par celle de MEVES. La fonction des chondriosomes serait, d'après eux, la transmission des caractères héréditaires.

M. R. et W. H. LEWIS partagent ce point de vue ; ayant observé, comme LEVI, le chondriome sur des fragments

de tissus cultivés « in vitro », ils ne peuvent mettre en doute son existence ; mais ils déniaient à ses éléments tout rôle élaborateur.

L'idée s'est accréditée chez beaucoup d'auteurs exclusivement spécialisés dans l'étude de la cellule végétale, que, sous le nom de chondriosomes, on confondait des formations très différentes n'ayant entre elles aucun rapport. C'est ce point de vue qui a guidé CAVERS dans le très complet exposé de la question du chondriome, qu'il a fait paraître en 1914. DANGEARD a récemment donné à cette conception sa forme la plus radicale, dans une série de recherches que nous exposerons plus loin. Mais, sans pousser le démembrement du chondriome aussi complètement que l'a fait le savant français, beaucoup de botanistes se sont attachés à démontrer que les plastes étaient, par leur évolution comme par leur rôle, absolument indépendants des chondriosomes. Cette manière de voir, en opposition radicale avec celle de GUILLIERMOND et de MEVES, qui soutiennent l'origine mitochondriale des plastes a été présentée sous deux aspects différents : tandis que MOTTIER accorde aux chondriosomes le rang d'organites permanents et fondamentaux de la cellule, SAPEHIN, SCHERRER, A. MEYER, NOACK, leur refusent cette importance et leur déniaient même toute réelle individualité. Nous exposerons très brièvement ces divers points de vue.

MOTTIER (1918) étudie l'évolution des plastes chez des Végétaux très divers (Hépatiques, Fougères, Phanérogames, Gymnospermes et Angiospermes). Chez les Hépatiques, il montre, après SAPEHIN et SCHERRER, qu'il existe dans les cellules embryonnaires de ces plantes, un (*Anthoceros*) ou plusieurs (*Marchantia*) plastes bien

caractérisés, et des corpuscules en forme de grains et de bâtonnets auxquels il réserve le nom de chondriosomes ; les deux systèmes sont complètement indépendants l'un de l'autre pendant tout le cycle évolutif. — Chez les Fougères (*Adiantum*), il trouve des faits analogues à ceux qu'EMBERGER mettra plus tard en évidence ; mais, dans ses dessins, il accentue, beaucoup plus que ne le fait ce dernier, la différence de taille qui permet de distinguer des chondriosomes les futurs chloro-ou amyloplastides. Enfin, dans les méristèmes de toutes les Phanérogames étudiées par lui (*Pisum*, *Zea*, *Pinus*), il décrit un chondriome aussi hétérogène, où l'on discerne avec netteté des éléments filamenteux, très allongés et assez épais, qui, évolueront en amylo-ou en chloroplastes (ce sont les « primordia des plastides », et des bâtonnets, moins longs et plus minces, ainsi que des grains, qui ne formeront jamais ni amidon, ni chlorophylle. Ces deux catégories d'organites doivent être séparées comme formées d'unités « morphologiquement distinctes ». Mais leurs réactions histochimiques, sont semblables ; toutes deux se perpétuent par division de leurs éléments, et jouent l'une et l'autre, un rôle important, parallèle à celui du noyau, dans la transmission des caractères héréditaires. La fonction des plastes est d'élaborer l'amidon, la chlorophylle, les pigments et d'autres produits encore ; celle des chondriosomes est assez mal définie, bien que leur participation à certains processus de métabolisme semble très probable.

C'est avec « cette pensée dans l'esprit » que MOTTIER a étudié l'origine des granules protéiques chez *Zea*, *Ricinus* et *Conopholis*. L'auteur cherche à démontrer que, dans ces trois plantes, un grand nombre des grains

et bâtonnets cytoplasmiques n'évoluant pas en amyloplastés ou en chloroplastes sont destinés à former des composés protéiniques, entre autres les grains d'aleurone dans l'albumen du Maïs et du Ricin. Certains d'entre eux seraient également susceptibles d'élaborer des graisses (graine de Ricin) : ce seraient des élaïoplastes, peut-être de même nature que les leucoplastes. Mais MOTTIER est moins affirmatif sur ce dernier point. Son but principal est de décrire la naissance des corps protéiniques par accroissement de primordia granuleux ou bacilliformes présents dans les cellules embryonnaires. L'idée du savant américain est que les corps appelés chondriosomes, faute d'un terme meilleur, pour les distinguer des primordia des leucoplastes et des chloroplastes doivent avoir une fonction précise : c'est cette fonction qu'il est intéressant de rechercher et les études de l'auteur sur l'origine des inclusions protéiniques sont une première tentative dans ce sens. Sous cette forme, la théorie de MOTTIER se rapprocherait donc de celle de GUILLIERMOND, toutes deux admettant que les éléments appelés chondriosomes et n'évoluant pas en amylo-, chloro- ou chromoplastes doivent avoir un rôle. MOTTIER n'a cependant pas les mêmes idées directrices que GUILLIERMOND ; il ne semble pas admettre en effet l'identité fondamentale de tous les éléments du chondriome ; il paraît bien, au contraire, penser que les corpuscules décrits sous le nom de chondriosomes peuvent être de nature différente et n'avoir entre eux que des rapports superficiels. Par là, les conceptions de MOTTIER reconnaissent une parenté avec celles que nous allons examiner.

La thèse de l'indépendance des plastes et des chon-

driosomes a été émise pour la première fois par RUDOLPH (1912). RUDOLPH fait remarquer que, dans les Algues vertes, telles que les *Vaucheria*, les chromatophores ou chloroplastes persistent comme tels pendant tout le cycle évolutif ; il existe, à côté d'eux, des chondriosomes qui gardent toujours une complète indépendance, sans jouer le moindre rôle plastique ; dans ces Végétaux inférieurs, l'autonomie des chondriosomes et des plastes est donc absolument frappante. RUDOLPH soutient qu'il faut généraliser cette notion pour de raisons multiples : il semble bien inadmissible de supposer que, dans certaines plantes, les chondriosomes évoluent pour former les plastes, alors que, dans d'autres, ces deux systèmes d'organites n'ont pas de relations ; on ne voit pas bien quelles transitions la phylogénèse pourrait offrir entre ces deux processus radicalement différents. La seule hypothèse plausible consiste à admettre que, chez les Végétaux supérieurs, dont l'étude a fondé la notion de l'origine mitochondriale des plastes, ces organites, tout en restant comme dans les Algues, absolument différents des chondriosomes, peuvent revêtir des aspects qui rendent leur distinction difficile. De fait, RUDOLPH observe, par l'étude cytologique attentive de divers Végétaux supérieurs, que les plastes ont une forme typiquement arrondie-globuleuse ; les chondriosomes sont, au contraire, filamenteux ; mais, dans les organes très jeunes, les plastes, de petite taille, sont en voie de division, et prennent l'apparence d'haltères souvent allongées, et même sinueuses, pouvant les faire confondre, aux yeux de l'observateur non prévenu, avec les chondriosomes.

SAPEHIN (1913), à la suite de recherches sur l'évolution des plastes chez quelques Phanérogames (*Euphorbia* ;

Oenothera, *Elodea*, *Asparagus*, etc.), chez des Bryophytes (*Bryum*, *Funaria*, *Fissidens*, *Marchantia*, etc...) et aussi chez des Lycopodiniées (*Lycopodium* et *Selaginella*), a émis une théorie analogue. Chez les Mousses en effet, les plastes persistent nettement pendant tout le cycle évolutif, où ils se distinguent avec la plus grande facilité, par leur forme arrondie, leurs grandes dimensions et leur intense chromophilie, des chondriosomes, petits éléments filamenteux ou granuleux que l'hématoxyline colore en gris. Dans les cellules embryonnaires (méristèmes) des Végétaux supérieurs, excepté chez *Oenothera*, où les plastes sont toujours nettement distincts, même dans les régions les plus jeunes, grâce à leur forte taille, il est difficile de discerner, au sein des éléments granuleux et filamenteux dont le cytoplasme est rempli, ceux qui représentent les plastes; avec beaucoup d'attention, on peut cependant les apercevoir, car ils sont très sidérophiles, et se détachent par leur teinte intensément noire, ainsi que par leurs dimensions légèrement plus grandes, des autres corpuscules de forme mitochondriale, colorés en gris. D'ailleurs, comme RUDOLPH, SAPEHIN pense qu'il y aurait un manque de logique et une inconséquence à admettre, pour les Végétaux supérieurs, l'origine mitochondriale des plastes, alors qu'un tel processus n'existe certainement pas chez les Cryptogames. Pour SAPEHIN, les corpuscules filamenteux ou ponctiformes, désignés sous le nom de mitochondries, chondriosomes, loin de constituer un ensemble homogène, appartiennent sans doute à des formations de valeur et de signification bien différentes.

Ce seraient pour SCHERRER (1913) de simples produits manifestant l'activité nutritive de la cellule. Dans les

Hépatiques du genre *Anthoceros*, étudiées par cet auteur, les chondriosomes apparaissent en effet, en groupes particulièrement denses, aux points où l'absorption est très intense. Ils n'ont pas de relation avec le chloroplaste, unique dans toutes les cellules, et persistant partout, même dans l'oosphère et la cellule apicale.

ARTHUR MEYER, qui fut, avec SCHIMPER, un des protagonistes de l'idée de plastes, soutient que ces organites, vivants et élaborateurs, n'ont rien de commun avec les chondriosomes. Ceux-ci ne sont que des gouttelettes d'une matière de réserve que l'auteur, dans ses derniers travaux, rapproche des substances caractérisées par lui sous le nom d'allines.

NOACK (1921) professe sur la nature des chondriosomes une opinion analogue et il les sépare des plastes, encore plus nettement que ne l'ont fait les auteurs précédents. Après avoir étudié, au moyen de techniques variées (observation vitale, fixations diverses) l'évolution des plastes chez *Elodea*, *Pelargonium*, *Impatiens*, il conclut que ceux-ci gardent partout, même dans les cellules embryonnaires, une individualité très tranchée. Ils se distinguent très nettement par leurs formes de globules volumineux. D'autre part, leurs caractères microchimiques, c'est à dire leur comportement vis à vis des réactifs de l'histologie, diffèrent toujours beaucoup de ceux des chondriosomes ; et, en employant des méthodes appropriées, qui détruisent les chondriosomes, il est possible de mettre en évidence de gros plastes, très caractérisés et souvent en voie d'élaboration, dans les éléments les plus jeunes des méristèmes ; par contre, si l'on utilise des méthodes qui conservent le chondriome, celui-ci très abondant, peut faire écran et dissimuler les plastes, ce qui explique

que la plupart des auteurs ne les aient pas aperçus. La théorie de l'individualité des plastes, indépendants des chondriosomes, reçoit, avec NOACK, sa forme la plus absolue.

Il faut bien remarquer en quoi ces conceptions diverses, concluant à l'indépendance mutuelle des plastes et des chondriosomes, même celle de MORTIER qui admet que les deux systèmes ont des réactions histochimiques communes, et sont formés d'éléments vivants, diffèrent de celle de GUILLIERMOND. Toutes ces théories sont en effet d'accord pour séparer radicalement la lignée des plastes de celle des chondriosomes, comme ne correspondant pas, l'une et l'autre, au chondriome de la cellule animale, mais comme formées d'éléments respectivement tout à fait dissemblables. Pour GUILLIERMOND, au contraire les plastes sont des chondriosomes aussi typiques que les organites qui paraissent inactifs; ils sont seulement adaptés à des fonctions spéciales. Ils forment une simple variété au sein d'un ensemble qui correspond tout entier au chondriome des Animaux.

Il est enfin un botaniste, DANGEARD, qui a très vivement critiqué la théorie mitochondriale, telle que l'ont établie, pour le règne végétal, les travaux de GUILLIERMOND et de MEVES. Depuis 1915, ce savant a poursuivi une série de recherches sur des Végétaux très variés, en utilisant surtout l'observation vitale, directe ou aidée de divers colorants (bleu de crésyl; rouge neutre). En étudiant l'origine des corpuscules métachromatiques chez les Champignons, DANGEARD remarque que ceux-ci n'apparaissent pas au sein des chondriosomes, comme le pensait GUILLIERMOND, mais représentent de simples précipités d'une substance en solution colloïdale dans les vacuoles.

Celles-ci apparaissent dans les parties jeunes du thalle, avec l'allure de boyaux capillaires (*Saprolegnia*), de petites vésicules globuleuses ou allongées toujours très ténues, et remplies de métachromatine en solution concentrée ; en grossissant et en se fusionnant, elles forment les grandes vacuoles des régions âgées. Chez les Végétaux supérieurs, DANGEARD parvient de même à déterminer, pour la première fois, l'origine des vacuoles : dans toutes les plantes étudiées, il réussit en effet à colorer vitalement, à l'intérieur des cellules jeunes, des éléments filamenteux, ténus et allongés, identiques à ceux que GUILLIERMOND avait observés au début de la formation de l'anthocyane, et qu'il avait interprétés comme étant des chondriosomes. Le savant parisien leur dénia cette nature, et GUILLIERMOND, comme nous l'avons dit plus haut, s'est rangé à son avis. Mais DANGEARD, poussant à l'extrême les résultats de ses observations, en tira cette conclusion qu'une grande partie des éléments décrits jusqu'alors comme chondriosomes, ne sont, en réalité, que des formes jeunes du système vacuolaire ; celles-ci se colorent, d'ailleurs, par les méthodes mitochondriales, grâce à leur contenu sidérophile qui est ici, comme dans les Champignons, de la métachromatine. Aussi, DANGEARD donne à chacun de ces éléments le nom de *métachrome*, et leur ensemble constitue le *vacuome* de la cellule. Or, ces aspects filamenteux des métachromes sont mimés, chez les Végétaux verts, par les plastes peu différenciés des méristèmes ; et les auteurs qui l'ont précédé ont eu, d'après DANGEARD, le grand tort de confondre, sous le nom de chondriome, ces jeunes plastes et les jeunes vacuoles. Contrairement aux métachromes, les plastes se multiplient par division : ce sont des *mitoplastes* ; leur ensemble reçoit le nom de

plastidome. La cellule animale ne possédant pas de plastes, les éléments filamenteux qu'on y a décrits comme chondriocotes, ne peuvent correspondre qu'au vacuome de la cellule végétale (1). En dehors du plastidome et du vacuome, il existe toujours dans la cellule végétale, selon le botaniste parisien, des granules très petits, parfaitement visibles sur le vivant grâce à leur forte réfringence, et que l'on désigne, depuis HANSTEIN, sous le nom de microsomes. Ces éléments étant colorables par les méthodes mitochondriales, DANGEARD admet que ce sont eux qui ont été jusqu'à présent décrits comme éléments granuleux du chondriome et l'ensemble des microsomes de la cellule reçoit le nom de *sphérome*. On aurait enfin très souvent décrit comme chondriocotes, de simples fibrilles de protoplasme fondamental, surcolorées dans les préparations. Ainsi donc, la notion classique de chondriome, établie par tout un ensemble de recherches sur la cellule végétale, comme sur la cellule animale, ne correspond nullement, selon DANGEARD, à la réalité. Sous le terme commun de chondriosomes, on a confondu trois systèmes absolument différents : le vacuome, le plastidome et le sphérome ; par conséquent, les travaux de GUILLIERMOND, de MEVES, et de beaucoup d'autres auteurs qui reposaient sur l'idée de chondriome, ne présentent plus et ne peuvent plus présenter « qu'un intérêt historique ».

Telle est la première conclusion de DANGEARD.

1. C'est pourquoi, dans ses premiers travaux, DANGEARD n'a pas jugé bon de créer un terme spécial pour le système vacuolaire ; il lui réserve simplement le nom de chondriome — imaginé, nous l'avons dit, par MEVES, pour l'ensemble des éléments mitochondriaux de la cellule animale — et il l'oppose au plastidome. Voir encore, p. 43, note 1 : il est clair que DANGEARD considère ses conceptions comme valables aussi pour la cellule animale.

Quelles sont les fonctions physiologiques de ces nouveaux systèmes. Le rôle des « mitoplastes » est d'élaborer la chlorophylle et l'amidon. Celui des « métachromes » est conditionné par la substance qu'ils renferment : la métachromatine, caractérisée par un très fort pouvoir osmotique ; de sorte que les jeunes vacuoles attirent à elles et fixent une foule de matières : elles accumulent ainsi les colorants vitaux, et, dans la nature, la localisation de l'anthocyane sur les « métachromes » est un phénomène du même ordre. Ce ne sont donc pas, pour DANGEARD, les mitochondries, éléments purement imaginaires, qui assurent la « fonction éclectique et pharmacopexique des cellules » ; la théorie de REGAUD est fautive, et ce rôle de fixation élective est dévolu uniquement aux « métachromes ».

Les conceptions de DANGEARD sont donc très révolutionnaires et il importe de savoir si, et jusqu'à quel point elles sont vraiment justifiées. Il est incontestable que DANGEARD a réalisé une série d'observations dont l'exactitude ne saurait être mise en doute : il a été l'initiateur de nos connaissances sur le système vacuolaire des Végétaux, actuellement si complètes grâce à GUILLIERMOND. Mais, sa conception des « métachromes », basée sur la présence de métachromatine chez les Végétaux supérieurs, a été vivement attaquée précisément parce que le contenu vacuolaire de ces plantes ne présente pas les réactions définies de la métachromatine (1), et GUILLIERMOND mérite confiance (il a été le premier à caractériser ce corps chez les Champignons) lorsqu'il nous affirme que cette substance n'existe pas dans les groupes

1. Voir p. 26. Note 1

d'organisation élevée, où les vacuoles renferment des composés phénoliques, de la protéine, ou d'autres substances moins bien connues. Il n'est donc pas possible d'attribuer aux éléments du système vacuolaire le grand rôle que leur assigne DANGEARD.

D'après GUILLIERMOND, il est également impossible de suivre ce savant lorsqu'il soutient que l'on a confondu ces « métachromes » avec les jeunes plastes sous le nom de chondriome. Nous avons exposé plus haut les différences profondes, ne permettant pas la confusion, qui séparent ces éléments au point de vue histochimique. On peut dire la même chose des microsomes. Enfin, personne n'admettra que les filaments décrits comme chondriocentes dans la cellule animale soient des formes du système vacuolaire, au sens que l'on attache communément à ce mot ; plus encore que chez les Végétaux, les vacuoles sont distinctes, chez les Animaux, des éléments mitochondriaux.

Les théories de DANGEARD ont été, pour toutes ces raisons, très combattues, surtout par GUILLIERMOND. Il semble bien qu'elles l'aient été avec succès ; car, dans les publications les plus récentes de DANGEARD, on discerne, sur certains points, une moindre assurance qu'au début ; en particulier, il est incontestable que cet auteur admet aujourd'hui l'existence, dans la cellule animale, de plastes, organites élaborateurs comparables à ceux de la cellule végétale, et décrits par les cytologistes sous le nom de mitochondries (1). Et l'on finit donc par retomber

1. Toutefois, dans une communication (*C. R. Acad. des Sciences*, juillet 1921) parue après la rédaction de ce Mémoire, DANGEARD maintient avec énergie ses théories dans leur intégrité ; il est même convaincu de leur exactitude, non seulement pour la cellule végétale, mais encore pour la cellule animale. Mais il

ici dans la théorie, soutenue par GUILLIERMOND, de la nature mitochondriale des plastes.

Nous signalerons encore une conception importante, parce qu'elle a recueilli de nombreux adeptes, parmi les zoologistes comme parmi les botanistes; elle a pour auteur GOLDSMITH, et R. HERTWIG l'a soutenue de son autorité. Pour ces savants, le noyau est, à chaque instant, capable d'expulser dans le cytoplasme de petites quantités de chromatine, et ce sont ces émanations nucléaires que l'on a décrites sous le nom de chondriosomes. VON DERSCHAU s'est attaché à démontrer l'exactitude de cette théorie dans le domaine de la cytologie végétale; il a observé en effet que la membrane limitante du noyau peut se rompre en un point; et, par l'orifice ainsi formé, on peut même distinguer le jet de chromatine qui va se condenser dans le cytoplasme.

Enfin, les critiques les plus radicales qui aient été faites à la théorie du chondriome consistent dans la négation même de son existence. LUNDEGARDH s'est attaché à démontrer que tous les éléments décrits, aussi bien dans la cellule animale que dans la cellule végétale, sous le nom de mitochondries ou de chondriosomes, n'étaient que des artifices de préparation.

Cette thèse a pu être prise en considération lorsqu'il n'était possible d'observer le chondriome qu'après les diverses opérations (fixation, coupes, colorations), alors incertaines, de la technique histologique. Depuis que l'on a réussi à voir les chondriosomes au sein même de la cellule vivante, et pu ainsi déterminer exactement l'effet

n'apporte aucun fait nouveau en faveur de sa thèse, exposée ici à un point de vue très général.

produit par les divers fixateurs, il n'est plus permis de dénier au chondriome une existence réelle.

Nous résumerons, en quelques mots, notre long exposé, et nous dirons les réflexions qu'il suggère. Nous avons assisté à la lente éclosion, avec BENDA, puis MEVES, de la théorie du chondriome. Nous avons dit pourquoi ce système à cause de ses caractères précis, a pris une importance et une signification spéciales, au sein des produits nombreux dont est chargé le cytoplasme. Nous avons vu comment tous les faits accumulés, en près de vingt années, par MEVES, REGAUD, GUILLIERMOND, s'accordent pour établir la notion d'un chondriome formé d'éléments permanents et individualisés, exerçant la fonction élaboratrice et jouant un rôle dans l'hérédité.

Cependant, cette théorie n'est pas la seule : d'autres lui ont été opposées. Les principales sont celles des botanistes (MOTTIER, RUDOLPH, A. MEYER, DANGEARD) ; mais il faut remarquer que la faveur relative dont elles jouissent n'a pas dépassé le domaine de la Botanique, et qu'elles se sont très peu répandues parmi les spécialistes de la cellule animale.

La théorie de MEVES, REGAUD, GUILLIERMOND reste donc actuellement prépondérante. Elle doit ce traitement de faveur à la grande expérience de ses auteurs et à l'accord qui règne entre eux. *A priori*, ce double caractère est en effet capable d'inspirer confiance.

Mais nous nous en voudrions de conclure, et nous remettons à plus tard notre jugement, quand nous aurons exposé nos recherches.

ARTICLE II

*Les constituants morphologiques du protoplasma
des Algues*

HISTORIQUE DE LA QUESTION

La structure du protoplasma des Algues, ainsi que la nature et l'évolution de ses constituants morphologiques, ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches. Si l'on considère le développement progressif des idées et des faits que nous possédons aujourd'hui sur ces questions, on reconnaît qu'ils ont passé par deux phases, par deux étapes distinctes, dont chacune présente une physionomie propre, caractérisée par des méthodes de travail bien déterminées.

La première période comprend grossièrement vingt années, de 1880 à 1900. Sa caractéristique réside dans ce fait que les chercheurs d'alors employaient presque exclusivement l'observation sur le vivant pour résoudre les problèmes qui nous intéressent. Les procédés de fixation étaient, surtout avant 1890, encore peu répandus parmi les botanistes; et, lorsqu'on les appliquait, c'était en général à l'étude du noyau, et seulement chez les Végétaux supérieurs. D'autre part, un grand nombre d'Algues, avec leur thalle plus ou moins dissocié, dont chaque cellule est immédiatement accessible à l'observation microscopique, constituent des objets d'étude tout à fait favorables, que n'ont pas négligé les biologistes, quand ils voulaient saisir, dans leur intimité, les phénomènes de la vie cellulaire.

D'ailleurs, l'étude vitale, lorsqu'elle est bien faite,

peut donner de bons résultats. SCHMITZ lui fit rendre son maximum dans ses très importants travaux (1882 et 1884) (1). Il décrit la forme des chromatophores chez de nombreuses Algues, appartenant aux groupes les plus variés. Mais — et cela surtout nous intéresse — il suit leur évolution au cours de la vie de la plante. Il montre que, chez toutes les Algues, les chromatophores se multiplient exclusivement par division; ils paraissent donc doués d'une vie propre et doivent se transmettre, par l'œuf, d'une génération à l'autre. De fait, SCHMITZ reconnaît sans peine l'existence des chromatophores dans les cellules reproductrices (zoospores, gamètes) de beaucoup d'Algues : Chlorophycées, Phéosporées, Siphonées (*Vaucheria*), etc. Dans les groupes d'organisation supérieure, le thalle n'est souvent plus filamenteux; il est

1. Avant cette date, la cellule des Algues avait été déjà scrutée, mais très sommairement; et nous croyons inutile d'insister sur ces travaux primitifs, dont les premiers remontent au XVIII^e siècle; les exposer tous reviendrait à retracer l'histoire des origines de l'Algologie. Il nous faut cependant mentionner les travaux de NÆGELI (1858), de VAN TIEGHEM et de ROSANOFF (1865), à cause de leur grande importance et pour l'intelligence des discussions ultérieures.

Au cours de ses travaux sur les grains d'amidon, NÆGELI a recherché, au moyen de l'iode, la substance amylacée dans les divers groupes d'Algues. Il n'en a trouvé trace, ni chez les Diatomées, ni chez les Fucacées. Par contre, les cellules de beaucoup de Floridées contiennent, comme l'avait déjà vu KUTZING, des grains qui, sous l'action de l'iode, prennent des teintes brunes comportant toutes les nuances, de l'acajou au violacé; ce sont peut-être, pour NÆGELI, des masses protoplasmiques chargées d'amidon.

VAN TIEGHEM a étudié attentivement ces grains; il a montré qu'ils sont biréfringents et présentent, en lumière polarisée, le phénomène de la croix noire. Il les a d'abord (1865) considérés comme constitués par un corps « très voisin de l'amidon »; plus tard, dans son *Traité de Botanique*, il précisera un peu cette affirmation en admettant que les grains d'amidon des Floridées sont formés d'une substance analogue à l'« amylose », c'est à dire au résidu de l'hydrolyse (par l'amylase ou $\text{SO}^4 \text{H}^2$ étendu) de l'amidon typique.

Enfin, ROSANOFF croit qu'il existe de grandes analogies entre les granules amylacés des Algues rouges, qui, dans certaines espèces (*Rythiphlea*), prennent avec l'iode une teinte franchement bleue, et l'amidon ordinaire.

formé d'un tissu ou d'un faux tissu plus ou moins compact; les organes sexuels sont presque toujours cachés dans l'épaisseur de ce thalle, ce qui rend tous ces éléments peu accessibles à l'observation vitale. Cependant, le savant allemand réussit à mettre en évidence des chromatophores nettement colorés dans l'oosphère des *Fucus*. Il acquiert aussi quelques données sur la destinée des chromatophores dans les cellules reproductrices des Algues rouges, et voici comment il s'exprime sur ce point : « Les Floridées se comportent (au point de vue « qui nous occupe) de façon différente selon le mode de « fructification. Chez certaines espèces, la cellule femelle, « le trichogyne, porte elle-même les fructifications; chez « d'autres, elle entre en liaison avec certaines cellules « auxiliaires, les cellules carpogènes, et fructifie seulement alors; chez d'autres enfin, la fécondation fait « sentir son effet jusque dans les cellules carpogènes, « qui fructifient elles-mêmes. Dans le premier cas, plusieurs espèces observées (*Nemalion multifidum*, « *Helminthocladia purpurea*) m'ont montré des chromatophores tous nettement situés à la partie inférieure « du trichogyne, presque partout avec un pyrénôïde « bien distinct, tandis que chez *Batrachospermum moniliforme*, les chromatophores, qui existent bien, sont « beaucoup plus difficiles à distinguer. Dans le deuxième cas, il m'est encore impossible de prendre nettement « position sur la question de savoir s'il existe ou non des « chromatophores bien formés à l'intérieur du trichogyne (Ex. : *Polyides rotundus*), jusqu'ici je n'ai jamais « pu apercevoir de chromatophores colorés. Dans le « dernier cas, je puis, au moins pour les objets suffisamment étudiés (*Callithamnion corymbosum*), contes-

« ter formellement la présence de chromatophores à
 « l'intérieur du trichogyne. Dans les cellules carpo-
 « gènes, par contre, qui, ici, jouent le rôle propre des
 « cellules femelles et fructifient, on voit toujours des
 « chromatophores différenciés (quoique souvent inco-
 « lores). »

Des observations que nous venons de résumer, il ressort un fait certain, c'est la persistance des chromatophores, se reproduisant par division, pendant tout le développement des Algues vertes, et probablement des Algues brunes; dans les Algues rouges, cette persistance est beaucoup moins nette et n'a pu être observée que dans quelques cas.

SCHMITZ n'a pas seulement étudié l'évolution des chromatophores; il s'est attaché aussi à élucider la signification de tous les corps en relation avec eux. C'est à lui que nous devons, en particulier, la notion et le nom, aujourd'hui classiques, de pyrénôïde. Mais ses recherches sur les produits figurés du protoplasme des Algues brunes ont, à notre point de vue, une particulière importance : les granules réfringents qui existent en si grande quantité dans les cellules de toutes les Phéophycées et que REINKE, en 1876, considérait comme des globules de graisse, appartiennent, selon SCHMITZ, au moins chez un très grand nombre d'espèces, à deux catégories différentes. Les uns sont des corpuscules arrondis ou piri-formes, s'attachant aux chromatophores par un court pédicelle; SCHMITZ les considère comme des grains d'amidon (« Phæophyceenstärke »), bien qu'ils ne présentent aucune des réactions de l'amidon. Les autres granulations, très abondantes dans le protoplasme de toutes les Algues brunes, n'ont pas de rapports directs avec les

chromatophores et diffèrent des précédentes par leurs caractères microchimiques ; elles sont détruites par l'eau douce, l'alcool, l'acide picrique, etc. SCHMITZ les désigne sous le nom très vague de « mattglänzenden hyalinen Tröpfchen ». Le savant allemand est donc bien loin de répondre à toutes les questions que suscite l'existence, dans la cellule des Phéophycées, de ces sphérules réfringentes dont il ne peut reconnaître la nature ; il ne fait que poser, avec netteté, un problème qui ne cessera jamais d'exciter, comme le montrera la suite de cet historique, la sagacité des algologues.

Enfin SCHMITZ a pu suivre l'origine des grains d'amidon. Presque toujours, ceux-ci apparaissent dans les chromatophores, phénomène particulièrement net chez les Chlorophycées. Par contre, les corpuscules amylicés des Floridées qui, malgré des réactions microchimiques souvent un peu spéciales, sont considérés par VAN TIEGHEM et ROSANOFF (voir p. 47, note 1) comme très voisins des autres grains d'amidon, ne naissent jamais sur les chromatophores : ils se forment toujours au sein même du protoplasme. SCHMITZ suppose cependant que leur apparition est « directement influencée » et favorisée par le chromatophore.

SCHMITZ mit encore en évidence d'autres faits remarquables, comme l'existence, chez les Floridées, aux deux pôles de la cellule, de perforations de la membrane, traversées par un filet protoplasmique, réalisant ainsi un dispositif qui met en communication chaque cellule avec ses voisines.

En 1885, SCHIMPER montre que les chromatophores des Algues sont exactement les homologues des plastes (voir p. 11, note 1) des Végétaux vasculaires. Ce sont, comme

ceux-ci, des organites vivants, se multipliant par division et jouant un rôle élaborateur de pigments et d'amidon (voir les travaux de SCHMITZ). Conformément à la nomenclature qu'il a proposée pour les Phanérogames, SCHIMPER donne aux plastes des Algues vertes, chargés de chlorophylle à peu près pure, le nom de chloroplastes (ou chloroplastides) : ceux des Algues brunes ou Phéophycées, caractérisés par un pigment brun, la phycophéine, sont des phæoplastes (phæoplastides) ; et ceux des Rhodophycées (Algues rouges), qui supportent un pigment carminé, sont des rhodoplastes (rhodoplastides). Enfin, il est des cas où le pigment peut disparaître du plaste, comme SCHMITZ semble l'avoir déjà entrevu (voir plus haut : cellules carpogènes de *Callithamnion*) ; il reste un substratum incolore, probablement albuminoïde, auquel SCHIMPER donne le nom de leucoplaste.

Puis ce savant étudie en détail l'évolution des plastes dans les différents groupes d'Algues. Chez les Chlorophycées, la forme de ces organites, souvent très compliquée, est extrêmement variable suivant les genres ; mais, lorsqu'on envisage un type en particulier, on voit que le chloroplaste est identique à lui-même dans toutes les cellules du thalle ; il passe dans les gamètes à peu près sans modifications. Chez les Algues brunes, les phæoplastes ont, au contraire, dans presque tous les représentants du groupe, la forme très simple d'un disque ou d'une lentille ; seulement, contrairement à ce que l'on observe chez les Chlorophycées, la taille de ces plastes et, en même temps, leur intensité de coloration, varient dans les différentes régions du thalle : ainsi, les cellules très aplaties, « tabulaires », d'un *Ectocarpus* qui sont des cellules à caractère embryonnaire, renferment

des phæoplastes plus petits que ceux des cellules adultes. Il en est de même chez les Sphacélariacées et les Dictyotacées, où les éléments initiaux contiennent de petits plastes peu colorés, tandis que les tissus assimilateurs sont pourvus de gros phæoplastes chargés de pigment. Dans les Fucacées, SCHIMPER n'a pu voir la cellule apicale, mais il suppose cependant qu'elle doit renfermer des plastes très pâles. Enfin, la matière colorante peut disparaître complètement, comme dans les poils incolores qui terminent les rameaux de certains *Ectocarpus* : on est alors en présence de leucoplastes d'allure filiforme. Dans les Algues rouges, la forme des rhodoplastes est assez variable selon les types : ce sont, dans les cellules adultes, « des étoiles, des plaques, ou des rubans allongés, tortueux, et diversement déchiquetés ». Mais ces différences spécifiques sont, d'après SCHIMPER, négligeables, si on les compare aux variations énormes qu'éprouve le chromatophore au cours de l'évolution individuelle. Dans les cellules apicales, en effet, les rhodoplastes paraissent généralement comme de petits corps lenticulaires déjà colorés en rouge; puis il s'allongent, se découpent, et prennent les formes très compliquées que nous venons de mentionner. Concernant leur destinée dans les cellules reproductrices, SCHIMPER, n'a pu ajouter de nouveaux faits à ceux découverts par SCHMITZ, et se borne à reproduire le texte de son devancier; la seule chose sûre, c'est que les chromatophores sont parfois dans les gamètes à l'état de leucoplastes. Ceux-ci sont d'ailleurs abondamment représentés dans le thalle de presque toutes les Algues rouges, dans les rhizoïdes, les poils, en un mot, dans toutes les régions incolores. Mais ils n'ont pas de fonction apparente; et chez les Flo-

ridées, il n'existe rien de comparable aux amyloplastés des Végétaux supérieurs. Dans un Mémoire paru en 1887, SCHIMPER insiste sur cette idée et soutient que l'amidon des Rhodophycées ne naît jamais dans des plastés; c'est d'ailleurs, pour ce botaniste, qui ne partage pas ici les conceptions de VAN TIEGHEM, un corps qui « n'a, avec l'amidon ordinaire, de commun que le nom ».

Les résultats obtenus par SCHIMPER confirment d'une manière générale, et précisent, sur beaucoup de points, ceux de SCHMITZ. Mais les recherches réunies de ces deux savants comportent encore de nombreuses lacunes; elles n'ont pu réussir à montrer ce qu'il advient des chromatophores dans les cellules sexuelles des Algues rouges, et, chez les Phéophycées, où les descriptions de SCHMITZ et de SCHIMPER sont cependant plus détaillées, il reste encore des obscurités. Les mêmes imprécisions se retrouvent dans la question des produits cellulaires des Algues brunes et dans celle de l'amidon floridéen. D'ailleurs, il faut constater que, malgré leur mérite et leur ampleur, ces travaux n'ont pas eu d'influence décisive sur les recherches postérieures effectuées dans ce domaine. Au contraire, nous montrerons que presque toutes les conceptions très diverses, émises depuis lors jusqu'à ces dernières années, sur ces points restés litigieux, sont en désaccord plus ou moins flagrant avec celles de SCHMITZ et de SCHIMPER et nous toucherons ainsi du doigt l'insuffisance des études, cependant très remarquables pour l'époque, de ces deux savants.

BERTHOLD (1886) a négligé l'étude des chromatophores; ses recherches ont porté sur le protoplasme lui-même, dont il a examiné les caractères chez un grand nombre

d'Algues. Les ramuscules des *Bryopsis* sont particulièrement transparents et favorables à l'observation vitale ; on voit se détacher, sur la masse protoplasmique fondamentale, outre les chloroplastes, de très nombreux filaments, caractérisés par une grande réfringence, noueux et inégalement longs ; entraînés par les courants, ils se déplacent avec lenteur, s'entrechoquent et peuvent même se fusionner. Sous cet aspect, ils sont d'ailleurs peu stables, et des actions nocives (écrasement, traumatisme) sont susceptibles de les transformer en vésicules. Dans les siphons des *Vaucheria*, on décèle une structure analogue : le protoplasme est chargé de corps filamenteux plus ou moins toruleux, semblables à ceux des *Bryopsis* ; ils sont flexibles et glissent lentement dans le cytoplasme en contournant les chromatophores ; par places, ils peuvent prendre l'allure de sphérules, puis s'allonger à nouveau. Enfin, dans les cellules de diverses Floridiées (*Callithamnion*, *Ceramium*), on distingue, à côté des rhodoplastes, des filaments et des grains, tout à fait comparables à ceux des Siphonées. Pour BERTHOLD, toutes ces formations correspondent aux corpuscules observés depuis longtemps dans le protoplasme, auxquels on n'avait, jusqu'alors, pas prêté grande attention, et que HANSTEIN avait désignés sous le nom de microsomes (voir p. 4) ; mais ce terme général est fâcheux, car les éléments auxquels il s'applique, ne forment sans doute qu'un amas hétérogène de précipités et de gouttelettes de nature très diverse. La conclusion générale de BERTHOLD est que la théorie filaire, proposée par FLEMMING pour la cellule animale (voir p. 2) est exacte et s'applique aussi à la cellule végétale.

BERTHOLD a encore étudié les formations granuleuses du

protoplasme des Algues brunes. Il avait d'abord admis (1882) que tous ces grains étaient de nature protéique; mais, en 1886, il modifie ses idées, et, comme SCHMITZ, il en distingue deux catégories : les uns, attachés aux chromatophores et correspondant aux « grains d'amidon des Phéophycées » de SCHMITZ, sont en réalité, pour BERTHOLD, formés d'une substance albuminoïde. Quant aux autres granulations (les « mattglänzenden hyalinen Tröpfchen ») elles représentent des gouttelettes d'un liquide de nature tannoïdique, et semblent constantes chez toutes les Algues brunes.

BEIRENS (1886) étudie le développement de l'anthéridie des Fucacées. Le cytoplasme du poil anthéridien primitif contient des corpuscules réfringents et disciformes représentant des chromatophores; ils se multiplient en même temps que le noyau; celui-ci, d'abord unique, subit en effet des bipartitions répétées qui conduisent à la formation de 64 noyaux fils. A chacun d'eux vient s'accoler un chromatophore, lequel s'est chargé de pigment orangé. Les anthézeroïdes se séparent alors : le noyau constitue la presque totalité de leur masse; il est enveloppé d'une mince couche protoplasmique renfermant le point rouge.

BELZUNG (1887) cherche à élucider les conditions dans lesquelles apparaissent, dans les Végétaux, les grains d'amidon et de chlorophylle. Ses conclusions sont opposées à celles de SCHIMPER car, pour lui, l'amidon ne naît pas de l'activité de corpuscules figurés et vivants; il se dépose simplement dans le protoplasme. BELZUNG, au cours de ses recherches, a étudié le développement des grains d'amidon des Floridées (*Polysiphonia*; *Sphaerococcus*); il soutient que ceux-ci « naissent directement dans le protoplasma, sans le concours de leucites »; ils

apparaissent à l'état de baguettes très déliées, de grains extrêmement ténus, qui montrent, dans l'eau iodée, les teintes bleues, violacées, ou brunes, caractéristiques de l'amidon floridéen. Ces petits éléments sont complètement indépendants des chromatophores dans lesquels il n'existe, d'ailleurs, jamais trace de substance amylacée. L'inexistence complète de « leucites », jouant un rôle actif dans l'élaboration de l'amidon, est même ici particulièrement nette. Ces fines baguettes grandissent, se fusionnent lorsqu'elles sont très rapprochées et forment toujours des grains simples. Ce processus est analogue à celui qui donne naissance aux grains d'amidon des Phanérogames : BELZUNG ne paraît d'ailleurs pas trouver de différence notable entre la substance amylacée des Algues rouges et celle des autres Végétaux.

SCHWARZ (1887) a étudié, comme BERTHOLD, la constitution morphologique du cytoplasme. Dans les régions profondes de la cellule de *Spirogyra*, il observe des filaments longs et ténus qu'il rapproche de ceux des Siphonées ; ses conclusions sont analogues à celles de BERTHOLD.

ZACHARIAS (1888) décrit dans le cytoplasme des rhizoïdes de *Chara* de nombreux corps dont il distingue diverses catégories, d'après la taille et la réfringence ; beaucoup sont allongés, filamenteux ou bactériformes ; d'autres sont arrondis.

En 1889, GUIGNARD étudie la formation des gamètes mâles dans les différents groupes du règne végétal, y compris les Algues ; nous exposerons avec quelques détails sa description classique de la spermatogenèse des Fucacées, qui nous intéresse particulièrement ; il y suit en effet toutes les phases de l'évolution du point rouge. Au début, dans la cellule qui se transformera en anthé-

ridie, on observe des corpuscules « incolores et réfringents » ; ce sont les chromatophores. Ils se multiplient pendant les premières bipartitions du noyau ; quand ceux-ci sont au nombre de 16 on note l'apparition, dans le protoplasme, de « granules jaunes, dont la coloration passe bientôt à l'orangé » ; vers la fin du développement de l'anthéridie, ces grains disparaîtront peu à peu, tandis que le pigment qui les recouvre ira colorer les chromatophores ; ceux-ci ont, dès lors, leur teinte orangée et viennent, un à un, s'accoler au noyau de chaque anthérozoïde. Ce noyau est un petit corps arrondi dont GUIGNARD a pu suivre toute l'évolution en fixant des anthéridies par des vapeurs d'acide osmique, et en les colorant par l'hématoxyline ou d'autres teintures ; il est donc parfaitement caractérisé, mais il est loin de constituer, comme l'admet BEHRENS, la totalité du corps de gamète ; il est entouré, en effet, d'une couche cytoplasmique assez épaisse, que l'on met nettement en évidence, car elle retient l'éosine, alors que le noyau fixe le vert de méthyle.

KUCKUCK (1891) reconnaît, parmi les grains réfringents des Phéophycées, les deux catégories distinguées par SCHMITZ. Il pense, comme BERTHOLD, que les granules appendus aux chromatophores sont formés par une substance protéique ; il les considère comme des pyrénoides.

HANSTEEN (1892) n'admet pas cette distinction. Pour lui, tous les corpuscules contenus dans la cellule des Algues brunes sont constitués par la même substance. Celle-ci peut être extraite et analysée ; c'est un hydrate de carbone, de formule $(C^6H^{10}O^5)^n$, auquel il donne le nom de *fucosane*. Ces grains de fucosane constituent, d'après lui, le premier produit visible de l'assimilation chlorophyllienne.

C'est en cette même année 1892 que CRATO fit connaître pour la première fois ses conceptions (il les a précisées ensuite dans d'importants travaux, notamment en 1893 et 1896) sur la structure du protoplasme. Celui-ci est essentiellement constitué par un ensemble de « lamelles » plus ou moins fines, plus ou moins fluides, formant une sorte de masse spumeuse qui semble correspondre assez bien au système alvéolaire décrit par d'autres savants, et la théorie de CRATO n'est en somme, sur ce point, qu'une variante de celle de BÜTSCHLI (voir p. 2). Dans ces lamelles protoplasmiques, il existe des organes tout à fait remarquables : ce sont des vésicules sans paroi propre, limitées seulement par la substance lamellaire, à contenu réfringent, et capables de se déplacer plus ou moins rapidement, en suivant les travées du protoplasme, d'une extrémité de la cellule à l'autre ; à ces organites nouveaux, CRATO donne le nom de *physodes*. Peu de végétaux montrent le système lamellaire et les physodes aussi nettement que les Phéophycées et surtout les Fucacées. Le protoplasme de ces Algues apparaît, en effet, à l'inspection la plus sommaire, comme formé de lames très minces, entrecoupées en tous sens, et limitant des alvéoles polyédriques. Sur ces lamelles, on aperçoit des globules brillants ; ce sont ceux qui, depuis REINKE, attirent l'attention des algologues ; ils correspondent aux « mattglänzenden, hyalinen Tröpfchen » de SCHMITZ et doivent être bien distingués des grains appendus aux chromatophores, que BERTHOLD considère comme de nature protéique et KUCKUCK comme des pyénoïdes. Les globules du système lamellaire sont des physodes typiques ; leurs déplacements dans le protoplasme sont assurés par les mouvements amœboïdes dont elles sont

douces; elles peuvent en effet émettre des pseudopodes et cheminer ainsi à travers toute la cellule. Grâce à l'abondance et aux dimensions des physodes dans les cellules des Algues brunes, CRATO a pu étudier ces formations, au point de vue microchimique, avec quelques détails; elles se colorent en rouge vif par une solution de vanilline dans HCl; cette réaction est précisément une de celles qui caractérisent la phloroglucine; aussi admet-il que la substance qui constitue les physodes n'est autre que ce polyphénol. A ces organites sont dévolus d'importantes fonctions: ce sont eux sans doute, qui, grâce à cette perpétuelle mobilité, qui les met en contact avec tous les points de la cellule « assurent les échanges et le transport des matériaux ». Les physodes se retrouvent dans la cellule de tous les autres végétaux; mais elles y sont généralement moins caractéristiques que chez les Phéophycées; CRATO soutient qu'elles représentent une bonne partie des « microsomes », et que les granula d'ALTMANN pourraient bien leur être identifiés.

Les théories de CRATO ne furent généralement pas admises; et ses conceptions sur la structure du cytoplasme, pas plus que ses idées sur les produits cellulaires des Algues brunes, ne recueillirent l'adhésion des botanistes.

Dès 1893, HANSEN soutient, comme autrefois REINKE, que tous les grains réfringents des Phéophycées sont de nature grasseuse; ils constituent, dans ces Algues, le premier produit visible de l'assimilation chlorophyllienne.

BRUNS (1994) pense, comme CRATO, que les globules désignés par cet auteur sous le nom de physodes, sont formés de phloroglucine, mais, comme ils réduisent légè-

rement l'acide osmique, il pense qu'ils contiennent encore un peu de graisse.

Koch (1896) parvient à extraire du thalle des *Fucus* une substance se colorant en rouge sous l'action de la vanilline chlorhydrique et représentant par conséquent, le contenu des physodes. Mais, à l'analyse microchimique on n'y trouve ni phloroglucine, ni graisse : c'est un corps colloïdal qui appartient sans doute au groupe des polysaccharides, et doit être lié à un complexe azoté.

DARBISHIRE (1896) observe dans les cellules profondes du thalle de certaines Rhodophycées (*Phyllophora*) des leucoplastes auxquels sont étroitement accolés de petits disques donnant les réactions de l'amidon floridéen. L'auteur en conclut que les grains amylacés des Algues rouges sont, comme ceux des Végétaux supérieurs, le produit de l'activité des plastes.

STRASBURGER (1897) reprend l'étude du développement de l'anthéridie des Fucacées ; il suit les bipartitions des noyaux et la multiplication corrélative des chromatophores ; ceux-ci, d'abord chargés de chlorophylle, se décolorent pendant cette évolution ; puis il s'imprègnent de pigment rouge ; à la fin ils viennent, un à un, s'accoler aux noyaux. La masse principale du corps de l'anthérozoïde est constituée de substance nucléaire ; le protoplasme ne forme qu'une couche périphérique très mince. Les conclusions de STRASBURGER diffèrent donc de celles de GUIGNARD, mais sont, par contre, très analogues à celles de BEHRENS.

SWINGLE (1898) étudiant la morphologie du protoplasme de divers Thallophytes, entre autres de quelques Floridées, découvre des formations nouvelles : ce sont de petits corpuscules ayant l'aspect de bâtonnets réfrin-

gents, et parfaitement individualisés au sein du cytoplasme dans lequel ils exécutent, avec lenteur, des mouvements d'ondulation. Leur allure est tout à fait celle qu'affecteraient des bacilles parasites. On les retrouve teints intensément, dans les coupes fixées et colorées par les méthodes ordinaires de l'histologie. SWINGLE pense que ce sont des organites de la cellule végétale, et il leur donne le nom de *vibrioides*; mais il ne précise pas leur rôle.

HANSTEEN (1900) soutient à nouveau sa conception qui fait des grains réfringents des Phéophycées un hydrate de carbone, le fucosane, premier produit de l'assimilation chlorophyllienne. CRATO avait vivement critiqué cette manière de voir et avait exposé, comme nous l'avons dit, une théorie complètement différente. HANSTEEN, en affirmant l'exactitude de ces résultats antérieurs, apporte de nouvelles observations qui viennent à l'appui de sa thèse : il montre en effet que les grains de fucosane apparaissent sur les phéoplastes, sous l'action de la lumière; ce sont ces grains naissants que SCHMITZ a pris pour des globules protéiques et KUCKUCK pour des pyrénoides. Cette origine prouve à l'évidence qu'ils sont vraiment des produits d'assimilation.

La théorie de HANSTEEN a été, en quelque sorte, conciliée avec les observations de CRATO, par HUNGER, dans un mémoire paru en 1902. HUNGER admet que beaucoup des granules intracellulaires des Algues brunes sont formés de phloroglucine, mais, à cette substance, serait toujours combiné un hydrate de carbone, de façon à former un glucoside. Quant aux grains appendus aux chromatophores, HUNGER admet qu'il sont constitués par un monosaccharide.

En 1900, KOLKWITZ expose les principaux caractères de l'amidon des Rhodophycées : celui-ci se colore, sous l'action de l'iode, en « rose rouge » (*Laurencia* ; *Cystoclonium*) ou en « bleu violet » (*Furcellaria* ; *Delesseria*). L'auteur estime que cette substance est identique à l'amidon ordinaire et ne mérite, en conséquence, pas de nom spécial.

HENCKEL (1901) obtient, en traitant par l'iode les grains amylicés des Floridées (*Cystoclonium*) des colorations variant du rouge au bleu sombre. Il décrit la naissance de ces grains sur les chromatophores ; ils apparaissent d'abord à la surface du plaste à l'état de petits corpuscules « de forme indéterminée » ; puis ils grandissent, grâce à l'activité élaboratrice de cet organite, se moulent en quelque sorte sur lui ; et, lorsque, plus tard, ayant atteint leur forme définitive, ils se détachent pour émigrer dans le cytoplasme, ils gardent son empreinte, une profonde cavité, qui leur donne un aspect caractéristique d'écuelle.

Tel n'est pas l'avis de TUNMANN (1909) ; cet auteur ne peut admettre, en effet, que les grains amylicés des Floridées naissent sur les plastes, car les cellules médullaires de beaucoup de ces Algues sont, dit-il, gorgées d'amidon et ne renferment « ni chromatophores, ni leucoplastes ».

Le dernier mot a été dit sur cette question, croyons-nous, par KYLIN (1913). L'auteur suédois se rallie aux idées de KOLKWITZ, dont il vérifie les recherches microchimiques, et ne paraît pas trouver de différence notable entre l'amidon floridéen et l'amidon ordinaire ; il soutient aussi l'exactitude des travaux de HENCKEL, et considère comme démontré que la substance amylicée des Algues rouges naît à la surface des chromatophores.

Tels sont les principaux résultats de l'étude directe vitale ou post-vitale, du protoplasme des Algues. Nous examinerons rapidement ce que nous enseignent, sur ces problèmes, les recherches effectuées à l'aide des techniques de fixation et de coloration.

Les liquides fixateurs qui furent les premiers employés : l'alcool, les mélanges de CARNOY, de FLEMMING, de BOUIN, pour ne citer que les plus connus, donnent de très nettes images du noyau ; et, pour cette raison, cet organe a été longtemps seul étudié. On sait que ce n'est que depuis l'introduction des méthodes mitochondriales que l'attention des cytologistes a été attirée sur les organites fondamentaux du cytoplasme. Or, notre travail ayant exclusivement pour but l'étude du protoplasme, nous n'envisagerons dans cet historique que les recherches conçues selon ce dernier point de vue (1). Dans le domaine l'Algologie, elles sont presque toutes postérieures à 1910.

Avant cette date, nous ne citerons que les recherches

1. Nous dirons cependant quelques mots très brefs des idées qui furent accessoirement émises sur la constitution du cytoplasme, dans les mémoires traitant du noyau.

SWINGLE (1896) qui étudie la caryocinèse chez les Sphacélariacées (*Stypocaulon*) décrit dans la cellule apicale de ces Algues, un protoplasme spumeux, à mailles très minces limitant de grandes alvéoles. Les chromatophores sont disposés à la périphérie, et les trabécules cytoplasmiques sont semés de globules graisseux.

ESCOYEZ (1909) a repris cette étude ; il signale l'existence dans le protoplasme, de petits grains, « plus souvent de petits bâtonnets allongés, parfois plus ou moins étranglés » et qu'il désigne sous les noms de microsomes, cytomicrosomes.

Nous mentionnerons d'une façon générale les travaux sur les cinèses maturatrices et les phénomènes nucléaires de la fécondation chez les Floridées (SVEDELIUS, WOLFE, LEWIS, KYLIN, etc.). On en retire parfois des données très imprécises sur l'évolution des chromatophores, mais on y trouve surtout l'affirmation, souvent répétée, que les éléments sexuels (cellules du procarpe,) ne renferment pas trace de plastes.

de RETZIUS (1906). RETZIUS étudie la constitution des anthérozoïdes des Fucacées (*Fucus Areschougii*) au moyen de la méthode (fixation par l'acide osmique, coloration par la rosaniline) qu'il emploie pour mettre en évidence les divers dispositifs structuraux des spermatozoïdes. Il arrive à cette conclusion que la presque totalité de la masse du gamète est formée de substance nucléaire. Le corps arrondi, que GUIGNARD avait décrit comme un noyau, est en réalité un « Nebenkern » formé de quatre sphérules étroitement accolées, mais distinctes. L'anthérozoïde est donc essentiellement constitué d'un corps, allongé en poire, représentant le noyau ; il est flanqué d'un « Nebenkern » et mobile grâce à deux flagelles. Il est ainsi exactement bâti sur le même type que la plupart des spermatozoïdes animaux.

RUDOLPH, le premier, en 1912, a appliqué les techniques mitochondriales à l'étude du protoplasme des Algues, et a recherché, dans ces Végétaux, l'existence des chondriosomes. En traitant des filaments de *Vaucheria* par la méthode de Benda, il met en évidence, entre les chloroplastes, des grains, parfois des bâtonnets, prenant intensément le violet-cristal et qu'il considère comme représentant le chondriome. Nous avons dit (voir p. 36) la théorie édifiée par RUDOLPH sur cette observation.

La même année NICOLosi-RONCATI, qui emploie les méthodes d'Altmann et de Benda, étudie le cytoplasme des carpospores et des tétraspores de diverses Floridées (*Lemanea*, *Gigartina*, *Gastroclonium*... etc). Il y met en évidence des formations qu'il rapproche des mitochondries. Dans les carpospores de *Lemanea torulosa*, où les aspects sont particulièrement nets, il colore un réseau formé de filaments souvent variqueux et toujours de

structure granulaire ; mais il ne peut affirmer catégoriquement la nature mitochondriale de ces corps.

Toujours en 1912, NICOLosi-RONCATI recherche, au moyen de la méthode de Benda, l'origine des phéoplastes chez les Fucacées (*Cystoseira barbata*). Il observe, dans la cellule apicale, des granulations fortement colorées par le violet cristal et qu'il considère comme des mitochondries, mais il ne distingue pas de plastes. Dans les cellules plus âgées, ces grains s'agglomèrent en plusieurs petits groupes, puis se fusionnent, formant ainsi des masses ovoïdes qui ne sont autre chose que les phéoplastes. Il est intéressant de souligner combien cette manière de voir est éloignée de celle de SCHUMPER qui admettait, sans preuves il est vrai, l'existence de petits plastes faiblement colorés dans la cellule apicale.

LE TOUZÉ (1912), au cours de ces recherches sur l'histologie des Fucacées, aborde la question des phéoplastes. Ceux-ci n'existent pas dans la cellule apicale ; ils apparaissent dans les éléments voisins du point végétatif où ils ont l'aspect de bâtonnets rectilignes et très minces. En observant des tissus de plus en plus âgés, on peut suivre leur grossissement progressif, pour former les plastes volumineux et ovoïdes des cellules adultes. LE TOUZÉ admet que ce processus est analogue à celui, décrit par GUILLIERMOND, de l'évolution des chloroplastes des Phanérogames aux dépens des chondriosomes. Il suppose que, chez les Fucacées, il existe aussi des chondriocontes dans les cellules les plus jeunes, leur différenciation progressive aboutissant aux phéoplastes ; mais il ne peut distinguer ces éléments mitochondriaux.

LE TOUZÉ étudie aussi les grains de fucosane (1), et se

1. L'expression de « grains de fucosane », créée par HANSTEEN, a été adoptée, MANGENOT. Protoplasma des Algues.

rallie aux idées de HANSTEEN et de HUNGER : mais il admet une évolution chimique de ces grains : surtout formés de graisse à l'état jeune, ils se transformeraient en vieillissant pour ne plus renfermer que des hydrates de carbone. Ce sont bien des produits de l'activité photosynthétique ; mais ils ne se forment pas sur les phéoplastes : ils apparaissent « par condensation des produits de l'assimilation chlorophyllienne autour de plastes spéciaux ». Ceux-ci s'observent dans les régions voisines du sommet : ce sont de fines granulations, d'abord intensément colorables par l'hématoxyline ; puis elles changent peu à peu de caractère, deviennent réductrices de l'acide osmique et prennent progressivement les caractères microchimiques du fucosane, en même temps que leur taille augmente.

En 1913, dans une étude sur la constitution du thallome de certaines Siphonées marines du genre *Dictyosphaeria* (Valoniacées), ARNOLDI consacre quelques pages à la structure du protoplasme de ces Algues. Il emploie comme fixateur le liquide de FLEMMING. Dans les régions bien éclairées de la périphérie du thalle, les chromatophores sont, d'après l'auteur, assez volumineux et pourvus d'un pyrénôïde entouré de grains d'amidon. Dans les parties internes, il n'y a pas de chromatophores, mais on aperçoit, entre les noyaux, de nombreux pyrénôïdes avec

par la majorité des algologues, pour désigner les globules réfringents què contiennent les cellules des Phéophycées. Il semble què ce terme soit généralement admis, beaucoup plus dans son sens physiologique, pour indiquer un produit d'assimilation, que dans son acception chimique, pour caractériser un hydrate de carbone. On s'accorde en effet assez bien, surtout depuis les travaux de HUNGER, pour considérer ces granules comme résultant de l'activité photosynthétique de la plante ; mais on paraît beaucoup moins affirmatif quant à leur composition chimique.

leur couronne amylacée. En revenant vers la périphérie, on peut suivre la différenciation des chromatophores : ceux-ci apparaissent au contact même des noyaux, et, d'après ARNOLDI, leur origine nucléaire est très nette ; l'auteur ne doute pas non plus que les pyrénôïdes ne soient émis par le noyau ; et il considère que ses observations confirment celles de VON DERSCHAU ; ce dernier a décelé en effet, chez d'autres Algues, des rapports directs et intimes entre les pyrénôïdes et les noyaux et a, en général, toujours soutenu l'origine nucléaire des plastes (théorie chromidiale). ARNOLDI ne se prononce pas clairement sur l'existence de mitochondries chez les *Dictyosphaeria* ; il semble toutefois qu'il serait porté à considérer les pyrénôïdes porteurs d'amidon comme analogues aux amyloplastides des Végétaux supérieurs. Il admet d'ailleurs que « sous le nom de mitochondries, on confond des formations très différentes par leur origine et leur fonction. »

MOREAU (1913) découvre dans les siphons des *Vaucheria* des granules fortement colorables par le violet de gentiane dans la triple coloration de FLEMMING. Ces corps se multiplient par division, en même temps que les chromatophores, en prenant des formes d'haltères très allongées. Après avoir hésité sur la signification à leur accorder, MOREAU les a ensuite considérés comme représentant des mitochondries typiques, correspondant à celles déjà décrites par RUDOLPH.

M^{me} MOREAU a étudié la métachromatine des *Vaucheria*. Cette substance se présente ici sous forme de corpuscules parfaitement caractérisés, peu abondants et très petits.

GUILLIERMOND (1915) étudie la structure du chromato-

phore chez diverses Chlorophycées (*Spirogyra*, *Cosmarium*). Cet organite se révèle dans les coupes obtenues par les méthodes mitochondriales, comme un complexe de filaments, de fibrilles anastomosées; sur les mailles de ce réseau apparaissent la plupart des produits du métabolisme cellulaire (corpuscules métachromatiques; amidon). Comme il est impossible de déceler des mitochondries, GUILLIERMOND admet que le chromatophore représente tout le chondriome, condensé en un seul organe. Mais, récemment, étant parvenu à déceler des chondriocontes typiques dans le cytoplasme même des *Spirogyra*, ce savant a modifié sa conception primitive et considère le chromatophore des Algues vertes comme représentant un plaste très différencié.

KYLIN, dans une série de recherches échelonnées de 1912 à 1918 a tenté d'établir avec précision, et d'une manière enfin définitive, la valeur et la signification des globules réfringents de la cellule des Phéophycées. Il en distingue trois catégories : 1° des corpuscules piri-formes appendus aux chromatophores par un court pédicelle et paraissant de nature protéique; ils manquent dans certains groupes, comme les Fucacées, mais sont bien caractérisés dans la plupart des Phéosporées (*Asperococcus*; *Ectocarpus*... etc.) Ils représentent l'amidon des Phéophycées de SCHMITZ. KYLIN, adoptant les idées de KUCKUCK les considère comme des pyrénoides. 2° des gouttelettes de graisse, réduisant fortement l'acide osmique. 3° des globules, épars dans le cytoplasme, et correspondant aux physodes de CRATO ainsi qu'à la plus grande partie des grains de fuccosane de HANSTEEN. KYLIN donne la liste complète de leurs réactions microchimiques; ce sont, en partie au moins, celles des tannoïdes; nous

ne citerons que les plus remarquables : traités par la vanilline chlorhydrique, ils prennent une teinte rouge intense; ils éclatent dans l'eau distillée et dans l'acide osmique; ils fixent le bleu de méthylène. L'auteur les considère comme de petites vacuoles, adaptées à leur fonction un peu spéciale, qui est de contenir un composé tannoïdique. Quant à leur origine, KYLIN, qui ne paraît pas avoir eu connaissance du mémoire de LE TOUZÉ, se rallie pleinement aux conceptions de HANSTEEN et de HUNGER; il soutient que ces petites vésicules apparaissent à la surface des phéoplastes et que ce n'est qu'ultérieurement qu'elles émigrent dans le cytoplasme. Leur contenu représente donc sans doute un produit d'assimilation; et c'est vraisemblablement la raison pour laquelle le savant suédois leur donne le nom de « vésicules à fucosane » (Fukosanblasen) malgré l'absence de tout hydrate de carbone dans leur constitution.

KYLIN, en 1916, a encore cherché à élucider le développement et la constitution des anthérozoïdes des Fucacées. La jeune anthéridie renferme, dans un cytoplasme spumeux, un noyau nucléolé, des chromatophores vert pâle, et des granules gras, ainsi que des vésicules à fucosane. Pendant la multiplication des noyaux, les phéoplastes se décolorent; puis, vers la fin du développement, ils se pigmentent à nouveau, en se chargeant d'un mélange de carotène et de xanthophylle, peut-être de carotène seule. Le noyau est d'abord arrondi; sa forme définitive est ovale, mais légèrement incurvée. Le fucosane persiste longtemps (jusqu'après le stade à 54 noyaux). L'anthérozoïde mûr a l'aspect d'une poire, aspect dû au cytoplasme qui est assez abondant. KYLIN n'a pu retrouver le nebenkern décrit par RETZIUS, il n'a pas vu non plus

de grains dans le protoplasme (à l'exception de ceux de fucosane). La conception de KYLIN se rapproche donc de celle de GUIGNARD, mais diffère de celles de BEHRENS, de STRASBURGER, et de RETZIUS.

MEVES (1917) publie quelques observations relatives aux chondriosomes chez les Algues. L'histologiste allemand a, en particulier, repris l'étude, au moyen des méthodes mitochondriales, des espèces (*Vaucheria*, *Bryopsis* et *Ceramium*) dans le protoplasme desquelles BERTHOLD avait observé des inclusions filamenteuses. Il examine aussi un *Nemalion*, retrouve, dans les cellules périphériques, les vibrioïdes de SWINGLE et les colore par l'hématoxyline ferrique après fixation au FLEMMING modifié. Sa conclusion est que tous ces corpuscules, filaments de BERTHOLD comme vibrioïdes de SWINGLE, sont assimilables aux plastosomes.

En 1918, MEVES essaie d'établir avec certitude, au moyen de la méthode d'ALTMANN, la structure des anthérozoïdes des Fucacées. Il n'envisage pas, dans ce travail, l'évolution de l'anthéridie; il se limite à l'étude des phases ultimes du développement, celles du modelage définitif du gamète. La cellule qui va se transformer en anthérozoïde renferme, dans un cytoplasme vacuolisé, des grains mitochondriaux fuchsinophiles de volume inégal; il n'existe pas encore, à ce stade, de chromatophores. Tandis que le noyau s'aplatit et s'étire pour prendre la forme allongée et pointue qui caractérise l'anthérozoïde, le cytoplasme se réduit pour ne plus constituer, finalement, qu'une couche très mince entourant le corps nucléaire. En même temps, les plastochondries confluent, puis se fondent peu à peu en une petite masse de contour irrégulier qui représente le Nebenkern déjà

observé par RETZIUS. Dès lors le chromatophore est visible : il affecte l'aspect d'une sorte de croissant plus ou moins arqué, fortement coloré en noir par l'acide osmique. MEVES ne peut préciser son origine ; il suppose qu'il provient de l'évolution d'un grain mitochondrial, mais c'est là une simple hypothèse. Enfin, l'auteur met en évidence, vers l'extrémité du gamète, deux centrioles d'où partent les flagelles.

MEVES a étudié aussi le développement des anthérozoïdes des *Chara* ; mais la description qu'il donne de ce processus reste imprécise sur beaucoup de points. Il montre que la partie moyenne du corps nucléaire spiralé du gamète, montre une striation transversale très nette, conditionnée par des arceaux de nature mitochondriale. La mode de formation de ces arceaux reste encore dans l'obscurité.

MOTTIER (1918) consacre quelques lignes aux chondriosomes qu'il a décelés chez *Hydrodictyon*. Ce sont des grains arrondis que l'hématoxyline colore intensément.

MIRANDE (1919) a décrit la morphologie du cytoplasme des Characées. Il existe dans ces Algues un chondriome absolument typique formé d'éléments granuleux et bacillaires. Dans les cellules âgées, ces chondriosomes sont nettement distincts des chloroplastes situés dans la région pariétale ; mais, au voisinage du point végétatif, il n'existe pas de plastes différenciés ; on observe dans le protoplasme, au pourtour du noyau, des grains arrondis, tous semblables, mais de dimensions inégales, avec tous les intermédiaires entre les tailles extrêmes ; les plus volumineux se distinguent à peine des jeunes chloroplastes qui apparaissent à quelque distance du sommet. L'auteur conclut à l'origine mitochondriale des plastes chez les Characées. MIRANDE a montré en outre que l'amidon

produit en grande abondance pendant la maturation de l'oosphère, se forme aux dépens des chondriosomes. L'huile, qui existe en grande quantité dans l'oosphère mûre, aurait peut-être aussi une origine mitochondriale.

MIRANDE a encore montré que les jeunes vacuoles à métachromatine des *Chara*, bien visibles surtout dans le protoplasme des rhizoïdes, affectent des formes allongées, filamenteuses, rappelant des chondriocentes. Mais elles se distinguent nettement des éléments du chondriome par leur destinée : elles évoluent en effet pour former de grandes vacuoles.

KOZŁOWSKI (1919) a aussi étudié l'origine des chloroplastes chez les Characées. Mais ses conclusions sont très différentes de celles de MIRANDE. Dans la cellule apicale des *Nitella*, il observe, sur le vivant, tantôt (si l'Algue est en voie de croissance) de petits globules réfringents, tantôt (dans des individus adultes) des gouttelettes de chlorophylle. Les chloroplastes des cellules âgées ne sont que le produit de la fusion, le « conglomerat » de ces granules élémentaires de pigment, eux-mêmes néoformés dans les régions jeunes. Pour l'auteur polonais, les chondriosomes et les plastes n'ont donc aucune individualité. Les chromatophores de *Spirogyra* se montrent aussi, selon KOZŁOWSKI, formés d'une agglomération de granules chlorophylliens.

Tel est l'état actuel de nos connaissances sur le protoplasme des Algues.

Plusieurs faits ressortent de cet exposé.

Aucune des questions étudiées n'a été définitivement résolue. La multiplicité des recherches, aussi bien sur le développement de l'anthéridie des Fucacées, que sur l'origine et la nature de l'amidon floridéen, ou des

« grains de fucosane » n'ont abouti qu'à des résultats contradictoires.

D'autre part, il faut remarquer le manque presque complet de connaissances précises sur l'évolution des chromatophores, et les rapports qui peuvent exister, comme on l'a constaté chez les Végétaux supérieurs, entre ces divers organites. Les études de SCHMITZ et de SCHIMPER, malgré leur mérite, ne pouvaient aboutir à des résultats définitifs, car l'étude vitale est, à elle seule, insuffisante pour résoudre des problèmes de cet ordre. Quant aux travaux sur les chondriosomes des Algues et leur rôle possible dans la genèse des plastes et des autres produits cellulaires, ils sont tellement insuffisants, en comparaison de ce qui a été fait dans d'autres domaines, qu'il est possible de dire que cette question n'a même pas été ébauchée.

Enfin nous pensons que, même les points qui paraissent les plus solidement acquis, peuvent encore réserver des surprises au chercheur qui en reprend l'étude, armé d'idées originales et de méthodes nouvelles.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES PERSONNELLES

CHAPITRE I

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nos recherches ont porté sur plusieurs représentants des trois grands groupes d'Algues : Chlorophycées, Phéophycées, Rhodophycées.

Parmi les Chlorophycées, nous avons surtout étudié les Siphonées : *Vaucheria*, *Codium*, *Bryopsis*. Nous n'avons examiné qu'un seul genre d'Algues vertes non siphonées, le genre *Draparnaldia*, du groupe des Chætophoracées.

Dans l'ordre des Phéophycées, nous avons utilisé plusieurs représentants de la famille des Fucacées : *Fucus*, *Pelvetia*, *Ascophyllum*, *Cystoseira* et divers types de Phéosporées (*Ectocarpus*, *Cladostephus*).

Enfin, nous avons eu à notre disposition des Rhodophycées appartenant à des groupes extrêmement variés : *Lemanea* (et sous-genre *Sacheria*), *Antithamnion*, *Ceramium*, *Polyides*, *Cystoclonium*, *Delesseria*, *Plocamium*, *Lomentaria*, *Gracilaria*, etc.

Plusieurs de ces Algues habitent les eaux douces : ce

sont des Chlorophycées (*Vaucheria*, *Draparnaldia*), et des Floridées (*Lemanea*), ces dernières très abondantes dans tous les torrents du plateau et des monts lyonnais. Toutes les autres espèces sont marines : nous les avons récoltées, en grande partie, pendant un séjour au laboratoire de Wimereux.

Nous avons utilisé trois modes principaux d'observation.

§ 1^{er}. — L'examen vital

Beaucoup d'Algues se prêtent admirablement à ce mode d'étude : ce sont les formes filamenteuses ; il suffit d'en dissocier quelques brins, dans une goutte d'eau ou d'eau salée, et de les observer à un fort grossissement. Ce procédé est particulièrement recommandable pour l'étude des *Vaucheria*. Les espèces à thalle massif ne sont pas inaccessibles à l'étude vitale : il suffit de réaliser, à la main, ou à l'aide d'un microtome à moëlle de sureau, des coupes assez minces pour être transparentes, de l'organe à étudier. Les cellules comprises dans ces sections ne sont pas immédiatement lésées et on procède à leur examen comme précédemment.

Il est souvent utile d'additionner le liquide servant de milieu d'observation d'une très petite quantité de colorants vitaux. Ces substances ne sont pas toxiques, au moins à faible dose. Au contact du protoplasme vivant, qui est réducteur, leur solution se décolore, sans doute par hydrogénation de leur groupement chromophore ; mais certaines enclaves intracytoplasmiques, capables de leur céder de l'oxygène, les régénèrent, les fixent, et se

teignent, souvent avec une grande intensité, sans que soit troublé le fonctionnement de la cellule. Le rouge neutre, le bleu de Nil, le bleu de crésyl, sont d'excellents colorants vitaux, dont l'usage est, à chaque instant, nécessaire.

§ 2. — L'étude post-vitale

Des fragments d'Algue sont examinés directement, sans aucune préparation préalable, dans une goutte d'un réactif qui les tue à plus ou moins bref délai, en colorant certaines substances du contenu protoplasmique. C'est ainsi que nous avons souvent employé la solution suivante pour mettre en évidence divers polysaccharides (glycogène, amidon, etc.).

Eau	300 cent. cubes
Iode crist.....	1 gr.
Iodure de K	2 gr.

Ce liquide, pénétrant rapidement dans la cellule, colore le cytoplasme en jaune pâle, l'amidon en bleu foncé, le glycogène et les dextrines en brun acajou, etc... L'acide osmique qui teint les graisses en noir, la solution de vanilline dans l'acide chlorhydrique (vanilline : 1 gr. ; HCl : 100 cent. cubes), qui colore en rouge les grains de fucosane des Phéophycées ; les acides forts qui font virer au bleu ou au vert la teinte des pigments xanthiques, et, en général, tous les réactifs de la microchimie, sont utilisés par l'examen postvital.

§ 3. — Les méthodes de fixation et de coloration

Ces procédés ont pour but de coaguler le contenu cellulaire, de l'immobiliser, de le fixer, sans changer sa

structure naturelle et de permettre la coloration ultérieure de chacun de ses éléments au moyen de teintures appropriées.

Nous envisagerons successivement les deux opérations.

A. — Fixation

Les fixateurs peuvent être groupés, comme l'ont expérimentalement démontré divers travaux, au premier rang desquels il faut citer ceux de GUILLIERMOND (1919), en deux catégories : les fixateurs qui conservent la structure du noyau, mais bouleversent celle du cytoplasme, et ceux qui gardent au cytoplasme son exacte physionomie, sans mettre nettement en lumière tous les détails de l'architecture du noyau. Nos recherches étant limitées au protoplasme, nous aurions pu n'employer que les fixateurs appropriés à son étude. Mais il y a intérêt, en analyse cytologique, à faire agir sur un organe cellulaire donné (élément mitochondrial, plaste, par exemple), aux différents stades de son évolution, des réactifs très divers, même ceux qui paraissent devoir le détruire ; il peut acquérir, en effet, à certains moments, une résistance particulière, d'où découleront d'intéressantes conclusions quant à ses variations histochimiques. De plus, chaque fixateur ne permet la mise en évidence que de quelques-unes des inclusions très variées du protoplasme ; ce n'est que par l'emploi de réactifs nombreux, et par la comparaison, la superposition des résultats obtenus, qu'il est possible de se faire une idée exacte de la constitution d'une cellule (1). Cette méthode,

1. Les observations vitales et post-vitales doivent, autant que possible, entrer aussi en ligne de compte.

qui soumet tout élément histologique à une véritable analyse a été fondée, il y a déjà longtemps, par RENAULT, lorsqu'il préconisait les « fixations convergentes » ; nous l'avons toujours mise en pratique, car son caractère d'absolue nécessité apparaît comme évident.

a) *Fixateurs nucléaires*. — Nous avons utilisé les liquides de BOUIN, de LENHOSSEK et de FLEMMING (solution forte).

Liquide de BOUIN (Picroformol) :

Solution aqueuse saturée d'acide picrique..	75 cent. cubes
Formol du commerce	20 —
Acide acétique cristallisé	5 —

Liquide de LENHOSSEK :

Solution saturée de bichlorure de mercure	75 cent. cubes
Alcool absolu.....	20 —
Acide acétique.	5 —

Liquide de FLEMMING (fort) :

Solution d'acide osmique à 2 %	15 parties
Solution d'acide chromique à 1 %	4 —
Acide acétique cristallisé	1 —

Nous avons aussi employé l'alcool pur, absolu, ou à 90°.

b) *Fixateurs cytoplasmiques*. — Ils ne doivent renfermer ni alcool, ni acide acétique.

Le plus simple d'entre eux est le formol commercial ; agissant pendant 24 heures, il donne parfois de bons résultats. On lui a préféré, cependant, dans la majorité des cas, les liquides suivants :

Liquide d'ALTMANN :

Solution aqueuse de bichromate de K à 5 % .	} quantités égales.
Solution aqueuse d'acide osmique à 2 %	

Fixation de BENDA. On fixe les objets, pendant 8 jours dans le mélange suivant :

(1) Solution d'acide osmique à 2 °/o	15 cent. cubes
Solution d'acide chromique à 1 °/o	4 —
Acide acétique cristallisé	III, IV gouttes.

C'est en somme une solution forte de FLEMMING, dont l'acide acétique a été presque entièrement proscrit. Après un lavage sommaire, on porte les objets sortant de ce liquide dans :

(2) Solution d'acide chromique à 1 °/o	} Quantités
Acide pyroligneux rectifié	
	} égales

pendant 24 heures ; on rince, puis on immerge les pièces dans un dernier bain formé par :

(3) Solution de bichromate de K à 3 °/o.
--

pendant 24 heures ; on lave à l'eau courante pendant un jour, puis on procède à la déshydratation.

Les III, IV gouttes d'acide acétique du mélange fixateur peuvent être supprimées sans inconvénient ; nous n'avons même jamais employé la méthode de BENDA qu'avec cette petite correction.

MEVES a montré qu'il était inutile de faire suivre la fixation dans le liquide de FLEMMING modifié, des traitements successifs par l'acide chromique, acide pyroligneux et par le bichromate de K : il fixe donc simplement dans le mélange (1) de BENDA. Nous avons utilisé couramment ce procédé (toujours avec suppression d'acide acétique) qui nous a souvent donné de très bons résultats ; la formule employée a donc été la suivante :

Solution d'acide osmique à 2 °/o	5 parties
Solution d'acide chromique à 1 °/o	15 —

Fixation de REGAUD. — REGAUD a proposé plusieurs

mélanges permettant la conservation des chondriosomes. C'est son liquide IV qui est le plus employé, et c'est de lui seul que nous avons fait usage.

On fixe dans :

Solution aqueuse de bichromate de K à 3 % . . .	80 parties
Formol du commerce	20 —

pendant au moins quatre jours. On change le liquide s'il se trouble. On fait suivre cette fixation d'un séjour des objets dans un bain de

Bichromate de K à 3-5 %.

pendant une durée variable, mais qui, généralement, ne doit pas être inférieure à 10 jours. Cette opération, nommée postchromisation, a pour but, d'après REGAUD, de mordancer, d'insolubiliser les lipoides dont seraient constitués les mitochondries (voir p. 14). Beaucoup d'auteurs, DUESBERG en particulier, ont contesté le caractère indispensable et même l'utilité de cette postchromisation. Nous avons pu reconnaître, cependant, que cette opération a, au moins dans beaucoup de cas, une influence très heureuse sur la détection des chondriosomes ; et nous pensons que, si son rôle dans l'insolubilisation des lipoides mitochondriaux a été peut-être exagéré par REGAUD, elle agit néanmoins, comme le croit GUILLIERMOND, à la façon d'un mordant, en favorisant la coloration ultérieure.

Liquide de BENSLEY. — On fixe, pendant 24-48 heures, dans le mélange suivant :

Sublimé (HgCl_2) à 2,5 % (dans l'eau).	4 parties
Acide osmique à 2 %	1 —

Tous les liquides que nous venons d'indiquer sont

MANGENOT. Cytoplasma des Algues. 6

utiles, non seulement parce qu'ils coagulent le cytoplasme, mais encore parce qu'ils agissent, grâce à certains de leurs constituants, comme des réactifs microchimiques, en colorant avec intensité diverses enclaves protoplasmiques. C'est ainsi que les liquides renfermant de l'acide osmique donnent aux globules graisseux une teinte noire produite par la réduction de l'acide sur le corps gras, à l'état d'osmium métallique. Le liquide de REGAUD par son bichromate, donne aux composés à fonction phénolique (composés tannoïdiques) une teinte jaune vif caractéristique. Les « grains de fucosane » des Phéophycées qui, au moins en grande partie, sont formés de phloroglucine, apparaissent ainsi colorés en jaune dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD. En ajoutant au liquide de REGAUD une certaine proportion d'acide osmique, on obtient un excellent fixateur :

Solution aqueuse de bichromate de K à 3 % ..	40 cent. cubes
Solution aqueuse d'acide osmique à 2 %	40 —
Formol du commerce	20 —

Appliqué aux Phéophycées, il permet de distinguer, dans les cellules de ces Algues, les globules graisseux, colorés en brun intense par l'acide osmique et les grains de fucosane, teints en jaune vif par le bichromate. Il ne faut cependant pas attacher une valeur trop absolue aux résultats obtenus par cette méthode, car il arrive que les grains de fucosane prennent parfois, sous l'influence de l'acide osmique, des colorations grisâtres, qui pourraient les faire confondre avec des globules de graisse.

Tels sont les différents fixateurs auxquels nous avons eu recours. Il serait bien difficile de marquer des préférences en faveur de l'un ou de l'autre d'entre eux ; et nous indiquerons, pour chaque point particulier de notre

étude, celui ou ceux qui nous ont donné les meilleurs résultats.

La fixation des Algues est, en général, une opération difficile. S'il existe des types (*Vaucheria*, *Chara*) où elle est aisée et réussit toujours, il est loin d'en être de même partout ailleurs. Il semble que les membranes épaisses, à lamelle moyenne souvent gélifiée, qui, dans beaucoup de Phéophycées et surtout de Rhodophycées, séparent les cellules sur presque tout leur pourtour, soient un obstacle très sérieux à la pénétration des réactifs histologiques. Celle-ci s'effectue si lentement, que le contenu cellulaire a le temps de s'autolyser; et, quand l'agent fixateur a enfin traversé les mucilages, la structure du protoplasme est complètement bouleversée. C'est sans doute là qu'il faut chercher, dans beaucoup de cas, sinon dans tous, la raison des insuccès nombreux auxquels on se heurte dans l'étude de la cytologie fine des Algues.

La fixation des objets est suivie de leur déshydratation progressive au moyen des alcools, puis du xylol, et de leur inclusion dans la paraffine. Les blocs ainsi obtenus sont débités en coupes sériées. En règle générale, celles-ci doivent être très minces : 2 μ ; 4 μ au maximum. Mais, dans certains cas, lorsqu'on est en présence de cellules à vacuoles très grandes ou très nombreuses, il est avantageux de pratiquer des coupes épaisses (10 μ et même 20 μ) afin d'avoir, dans chaque section, une partie notable du protoplasme, faute de quoi, à cause de sa faible abondance il risquerait de rester inaperçu; il est même possible (*Vaucheria*) d'éviter les coupes, d'étaler l'Algue, au sortir du fixateur, sur un porte-objet et de procéder à la coloration.

B. — Coloration (1)

Les colorations que l'on peut faire subir aux coupes des objets, fixés comme nous venons de l'indiquer, sont très nombreuses. Elles ne sont nullement spécifiques, comme on a le tort de l'affirmer parfois. La fixation seule a un rôle relativement électif, car elle conserve certains éléments de la cellule en détruisant les autres; la coloration ne fait guère que *révéler* l'action du fixateur, des colorants semblables donnant des images différentes avec des fixateurs différents, et des colorants différents donnant des images semblables avec un même fixateur.

Nous avons employé des méthodes diverses.

Hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN. — Les coupes sont plongées pendant 24 heures dans une solution d'alun de fer ammoniacal à 4 %. Après un lavage rapide, elles sont transportées dans la solution suivante, préconisée par REGAUD :

Eau distillée	80 cent. cubes
Alcool à 95°	10 —
Glycérine.....	10 —
Hématoxyline	1 gr.

La coloration est suffisante après 24 heures; les coupes sont alors teintées en noir d'une façon homogène; et, pour faire apparaître les détails, il est nécessaire de les déco-

1. Afin que les coupes ne se détachent pas du porte-objet pendant leur séjour dans les bains colorants, il est indispensable de les fixer au moyen d'un adhésif approprié; le mélange suivant, où les coupes, étalées sur lame sont plongées immédiatement après ablation de la paraffine :

Éther anhydre	40 cent. cubes
Collodion (non riciné)	20 —
Alcool absolu.....	20 —

lorer légèrement, de les « différencier » ; cette opération, de durée variable, s'effectue dans un bain d'alun de fer à 4 p. 100. On en suit les progrès sous le microscope, afin de l'arrêter, au moment voulu, par un abondant rinçage à l'eau courante.

L'hématoxyline ferrique, qui colore les chondriosomes en noir, ne donne pas de teinte au cytoplasme fondamental. Pour mettre en évidence ce dernier, on traite les coupes, après coloration par l'hématoxyline et différenciation, par une solution d'éosine, ou mieux d'érythro-sine à 0 gr. 5 pour 100 centimètres cubes d'eau, dont l'action doit être extrêmement rapide (quelques secondes). Le cytoplasme est teint en rose ; les vacuoles, qui restent incolores, se détachent nettement.

La coloration à l'hématoxyline ferrique donne d'excellents résultats. Par sa facilité, par la grande précision des images qu'elle fournit, c'est une des meilleures méthodes. Nous l'avons constamment employée.

Colorations par la fuschine acide. — Il existe de nombreuses variantes dans l'emploi de ce colorant : nous n'avons utilisé que les formules d'ALTMANN et de KÜLL.

ALTMANN verse sur les coupes, collées sur lame, quelques gouttes de la solution suivante :

Eau anilinée saturée.	100 cent. cubes
Fuchsine acide	20 gr.

On chauffe jusqu'à production de vapeurs ; on prolonge l'action du colorant pendant 5 minutes ; puis, après refroidissement, on enlève l'excès de la solution de fuschine restant sur les coupes, et on différencie pendant quelques minutes dans une solution alcoolique saturée d'acide picrique.

KÜLL a proposé une modification de ce procédé : après action du liquide colorant, comme précédemment, on rince les coupes à l'eau courante, puis on les traite, pendant quelques secondes par une solution aqueuse de bleu de toluidine à 0,5 p. 100 ; après lavage sommaire, on différencie enfin dans une solution alcoolique d'aurantia (alcool 95° : 100 centimètres cubes ; aurantia 0 gr. 5).

Ces deux procédés donnent d'excellents résultats, à condition que la fuschine acide soit de bonne qualité. Ils sont beaucoup plus rapides que l'hématoxyline ferrique, puisqu'ils ne nécessitent pas de mordantage ; mais ils donnent peut-être des détails moins fouillés, moins précis que ce dernier colorant. Ils colorent les chondriosomes et les plastes en rouge plus ou moins vif. La méthode de KÜLL permet, comme l'a montré GUILLIERMOND, la mise en évidence des grains d'amidon, qui sont teints en bleu pâle par le bleu de toluidine. Ils s'emploient, l'un et l'autre, après tous les fixateurs cytoplasmiques.

Méthode de BENDA. — Elle était autrefois considérée comme colorant spécifiquement les mitochondries. Il est avéré maintenant qu'elle met en évidence d'autres formations. Nous l'avons employée avec les modifications que lui ont fait subir, pour la rendre plus sûre, et d'accord avec BENDA, MEVES et DUESBERG (1908).

On fait subir aux coupes un mordantage dans l'alun de fer ammoniacal à 5 p. 100, pendant 24 heures. Après lavage, on les immerge dans une solution de sulfalizarinate de soude, obtenue en versant dans un certain volume d'eau distillée, quelques gouttes d'une solution aqueuse concentrée de ce colorant, jusqu'à ce qu'elle prenne une teinte jaune d'ambre ; elles y restent 24 heures. On sèche

les coupes, au sortir du sulfalizarinate, sans lavage, entre deux feuilles de papier buvard ; puis on les recouvre d'un liquide colorant constitué par une solution de violet-cristal à 3 p. 100 dans l'alcool, diluée d'un égal volume d'eau anilinée saturée.

On chauffe jusqu'à production de vapeurs, et pendant 5 minutes ; puis, après avoir enlevé l'excès de colorant, on immerge les coupes dans une solution d'acide acétique à 30 p. 100 pendant 2 minutes. On lave à l'eau courante (10 min.) pour enlever toute trace d'acide, puis on monte au baume.

Les chondriosomes et les plastes sont colorés en bleu violet vif. Les noyaux ont une teinte brun-rouge.

Cette méthode est extrêmement inconstante dans ses résultats. Elle est, de plus, très longue. Mais, lorsqu'elle réussit, elle donne de très belles préparations. Nous lui préférons cependant les procédés d'HEIDENHAIN, de KÜLL et d'ALTMANN, auxquels elle n'ajoute rien.

Quel que soit le procédé de coloration adopté, il convient, après les fixations par des liquides renfermant de l'acide osmique, de faire subir aux coupes une oxydation, afin de détruire l'action défavorable de ce réactif sur la colorabilité des tissus. Le meilleur procédé d'oxydation, de « blanchiment » pourrait-on dire, consiste à immerger les coupes, pendant quelques secondes, successivement dans une solution aqueuse de permanganate de potassium à 1 p. 100, puis dans une solution d'acide oxalique à 4 p. 100. On sait qu'il faut de même, après les fixateurs renfermant du sublimé, traiter les coupes par la solution iodo-iodurée employée comme réactif de l'amidon, afin de détruire toute trace de bichlorure de mercure.

Nous ne voudrions pas terminer cet exposé sans dire

quelques mots des colorations spéciales qui ont pour but la détection de différents produits du protoplasme.

Pour mettre en évidence les corpuscules métachromatiques, on fait agir, après les fixations à l'alcool ou au formol, le bleu polychrome (de UNNA ou de HOLLANDE), pendant environ 30 minutes. On différencie au « glycerinaethermischung ».

On peut employer aussi le bleu de crésyl, en solution à 1 p. 100 mais avec de moins bons résultats.

Pour déceler l'amidon, les dextrines, le glycogène, etc... on emploie la solution suivante, analogue à celle indiquée pour les observations post-vitales, mais plus forte.

Eau	100 cent. cubes
Iode	4 gr.
Iodure de K.	6 gr.

On peut faire agir ce liquide après coloration à l'hématoxyline ferrique. Il faut alors bien se garder de régrosser les préparations jusqu'au point voulu, la solution iodée ayant un pouvoir différenciateur marqué.

Les techniques que nous venons de décrire sont celles dont l'emploi est le plus général. Mais nous en avons utilisé beaucoup d'autres, pour résoudre des problèmes particuliers : nous les indiquerons dans l'exposé de nos recherches.

CHAPITRE II

LES CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DU CYTOPLASMA DES SIPHONÉES

Nous rappellerons en quelques mots que les seules études relatives à la morphologie du protoplasme des Siphonées sont celles de BERTHOLD, de RUDOLPH, d'ARNOLDI et de MOREAU. BERTHOLD a fait connaître dans le protoplasme des *Bryopsis* et des *Vaucheria* des filaments allongés et réfringents (voir p. 54) ; RUDOLPH et F. MOREAU ont décrit, chez les *Vaucheria*, des chondriosomes granuleux (voir pp. 64 et 67) ; ARNOLDI soutient que, dans diverses Valoniacées, les plastes naissent aux dépens d'émanations nucléaires. Enfin, DANGEARD (1920) a trouvé dans la cytologie des *Vaucheria* et des *Bryopsis*, des raisons d'affirmer sa conception du « sphérome » dont les éléments granuleux (microsomes) représenteraient ce que les cytologistes appellent, à tort, mitochondries (voir p. 41). Que signifient les filaments de BERTHOLD ? les chondriosomes de RUDOLPH et de F. MOREAU ? et si ces organites existent vraiment, si ce ne sont pas de simples microsomes, leur présence est-elle générale, et sous cette forme, chez toutes les Siphonées ? Ont-ils, au moins à certains stades, des rapports avec les plastes ? Toutes questions auxquelles il convenait de

répondre par une étude, aussi précise et complète que possible, de la cytologie des Siphonées.

Nos recherches ont porté sur les genres *Vaucheria*, *Codium*, *Bryopsis*.

§ 1^{er}. — Les corps figurés du cytoplasma des *Vaucheria*

Prélevons, dans un gazon vert (pl. I) de *Vaucheria*, un petit faisceau de filaments ; après l'avoir monté dans une goutte d'eau, entre lame et lamelle, nous l'examinerons à un fort grossissement. Ce sont les chloroplastes qui attirent l'attention au premier abord : ils ont l'aspect de disques ou de fuseaux et, dans la plupart des siphons, ils sont étroitement serrés les uns contre les autres ; disposés dans les régions périphériques du protoplasma, sur la face interne de la membrane, comme on peut s'en assurer en faisant varier la mise au point, ils forment un véritable écran, derrière lequel on ne voit rien. Dans beaucoup d'autres siphons, au contraire, ils sont clairsemés, et l'observateur peut scruter le cytoplasme. A un examen très superficiel, celui-ci paraît homogène ; mais rapidement, avec un peu d'attention, on y distingue une grande quantité de corpuscules figurés se détachant nettement par l'éclat mat que leur confère une faible réfringence. Ils se meuvent avec lenteur, se heurtent, s'agglomèrent en petits groupements fugaces aussitôt dissociés, glissent le long des chloroplastes, bref, sont entraînés par tous les courants du fluide protoplasmique fondamental. Parmi ces corps figurés, on distingue aisément deux catégories ; les uns ont l'aspect d'un cercle centré par un point plus réfringent (pl. I, fig. 3 et 4 N) : ce sont des noyaux avec leur nucléole central. Les autres, sont

des grains parfaitement arrondis, dans les régions où les plastes sont disciformes, allongés au contraire, et semblables à des bactéries, dans les siphons où les plastes ont l'aspect de fuseau (pl. I, fig. 3 et 4 *Ch*). Ce faciès fusiforme des plastes marque le prélude de leur division ; chez beaucoup, en effet, une constriction équatoriale se dessine, qui s'accroît progressivement pour aboutir à la séparation de deux nouveaux plastes. L'aspect allongé des granules mats a la même signification : leur étirement produit, en effet, après les formes bacillaires, des formes en haltères, dont les deux renflements s'isolent. Ainsi donc, ces grains se perpétuent par division et se multiplient tous ensemble, en même temps que les chloroplastes, dans une même région d'un siphon.

Lorsque l'observation microscopique se prolonge, ces corpuscules mats présentent des modifications très nettes ; ils se gonflent, puis se transforment en vésicules bien plus volumineuses que le grain primitif. Dans les régions où ceux-ci sont nombreux, les corps vésiculeux ainsi produits entrent en contact et forment une sorte de masse spumeuse. Ce changement des grains en vésicules est un processus d'altération qu'il faut rapprocher de celui qui, d'après BERTHOLD, affecte les filaments intraprotoplasmiques, des *Vaucheria* et des *Bryopsis* ; FAURÉ-FRÉMIET, les LEWIS, GUILLIERMOND ont observé que, dans certaines conditions défavorables (milieux hypotoniques par exemple), les chondriosomes se résolvent en grosses vésicules (voir p. 22). La dégénérescence vésiculeuse de nos grains mats constitue donc un caractère qui les rapproche des éléments mitochondriaux.

Il est un autre dispositif remarquable que l'on observe au cours de cet examen vital. La plupart des siphons

de *Vaucheria* renferment normalement une grande quantité de globules incolores, mais très réfringents. Ces globules, qui sont de taille variable, apparaissent au sein des chloroplastes, comme de petits points brillants; ils grossissent, forment une goutte qui reste appendue longtemps au chromatophore, comme SCHMITZ et SCHIMPER l'avaient constaté jadis et qui s'isole finalement. Il s'agit évidemment là d'un produit élaboré par le plaste chlorophyllien : c'est un corps gras, comme on le sait depuis longtemps (1); il réduit l'acide osmique et se colore par le Soudan III et le rouge « Scarlach ». Pour préciser sa nature, nous avons soumis des siphons de *Vaucheria* à diverses réactions; nous avons employé particulièrement la méthode de DIETRICH (2), qui colore électivement les

1. WALZ (1866) a montré, pour la première fois, que les *Vaucheria* sont privées d'amidon, mais riches en « huile ». BORODIN (1878) a soutenu que cette huile est le premier produit de l'assimilation chlorophyllienne, et FLEISSIG (1900) a repris cette opinion. La production de globules « oléagineux » par les chromatophores, abondante à la lumière, est en effet arrêtée à l'obscurité.

2. Méthode de DIETRICH.

a) Fixation au formol du commerce (ce fixateur semble préférable, chez les Végétaux, au formol salé préconisé par DIETRICH, qui n'avait en vue que la cellule animale).

b) Mordançage dans une solution saturée de bichromate de potassium à l'étuve à 38°, pendant 48 heures.

c) Lavage prolongé (12 heures, par exemple).

d) Coloration par l'hématoxyline acétique, à l'étuve à 38°, pendant 24 heures. La solution d'hématoxyline acétique a la formule suivante :

Hématoxyline (dissoute dans un peu d'alcool) 1 gr.

Solution d'acide acétique à 2 % dans H²O 100 cent. cubes

e) Différenciation (d'une durée variable, à suivre au microscope) dans le mélange de WEIGERT.

Le liquide de WEIGERT est constitué par le mélange, à parties égales, au moment de l'emploi, des deux solutions suivantes :

SOLUTION I

Borax..... 4 gr.

Eau distillée 100 cent. cubes

SOLUTION II

Ferricyanure de K..... 5 gr.

Eau distillée 100 cent. cubes

f) Montage dans la gélatine glycinée.

Les enclaves lipoides sont colorées en noir intense.

lipoïdes. Les résultats ont été nettement positifs. Nous avons ainsi reconnu que les globules oléagineux, élaborés par les chloroplastes des *Vaucheria*, sont formés d'une graisse neutre, mêlée d'une certaine quantité de graisse phosphorée (lipoïde). Il est incontestable — nos observations ne nous laissent aucun doute sur ce point, sur lequel, d'ailleurs, l'accord semble actuellement régner — que ces globules lipoïdes sont un produit de l'assimilation chlorophyllienne ; mais représentent-ils le *premier* produit de cette assimilation ? On n'a jamais affirmativement répondu à cette question ; au contraire, les derniers auteurs qui se sont occupés du problème, tendent à supposer qu'un hydrate de carbone précède, dans le chloroplaste, les globules de graisse. Nous n'avons jamais trouvé trace, malgré de nombreux essais microchimiques, de cet hydrate de carbone, et il nous semble très probable que la substance lipo-graisseuse représente bien chez les *Vaucheria*, comme le pensait déjà BORODIN, le premier produit de l'activité photosynthétique.

• Les lipoïdes ne sont pas exclusivement localisés, dans le thalle des *Vaucheria*, sur les chloroplastes. On observe parfois, dans le protoplasme, mêlés aux grains mats longuement décrits plus haut, de très petites sphérules, extrêmement réfringentes, noircissant par l'acide osmique. Elles ont l'aspect de points brillants et se déplacent, dans le cytoplasme, avec rapidité, dans toutes les directions ; bref, sans doute animées de mouvements browniens, elles tourbillonnent, sans suivre les courants protoplasmiques. Par tous ces caractères, il est impossible de les confondre avec les autres corps figurés du cytoplasme. Quelle signification convient-il donc de leur accorder ? Il s'agit peut-être, dans certains cas, de petites

gouttelettes lipoïdes détachées accidentellement du chromatophore. Mais, plus souvent, il s'agit sans doute de graisses phosphorées purement protoplasmiques, sans rapports avec les plastes.

L'examen vital des *Vaucheria* nous a donc révélé un assez grand nombre de faits; nous avons recueilli, sur la morphologie des chloroplastes et leur rôle adipogénique, des précisions intéressantes, puis nous avons montré la présence, dans le cytoplasme, de deux séries de granulations, les unes peu réfringentes et se multipliant par division, les autres très brillantes, inertes et de nature lipoïde.

Mais, pour préciser et compléter ces observations, et surtout pour saisir la signification exacte des différents constituants protoplasmiques, il convient de pousser plus loin l'analyse. Nous agirons ici un peu comme un chimiste qui caractérise les divers éléments d'un mélange; comme lui, nous userons de réactifs précis, et le résultat, positif ou négatif, de leur mise en œuvre, nous donnera tous les renseignements dont nous aurons besoin.

Examinons quelques filaments de *Vaucheria*, non plus dans l'eau pure, mais dans une solution très diluée de bleu de Nil ou de rouge neutre. Ces colorants ne nuisent pas, au moins immédiatement, à la vitalité de l'Algue; mais ils font apparaître des formations qui étaient invisibles: ce sont des granulations très fines, teintées en bleu pur ou en rouge vif, et animées de mouvements browniens très rapides; elles sont souvent mêlées d'une forte proportion de corps, également avides du colorant vital, mais plus volumineux, isolés ou agglomérés, de contour irrégulier, affectant des formes allon-

gées et sinueuses, ou ayant l'aspect de disques, de globules plus ou moins étirés et pourvus de fines apophyses (pl. I). Entre les grains ténus et les grosses masses irrégulières, tous les intermédiaires existent et ces corps font évidemment partie, pour la plupart tout au moins, d'une même formation. Ces éléments réduisent fortement l'acide osmique; le perchlorure de fer les colore en brun foncé : ce sont sans aucun doute, des précipités de nature tannoïdique dont l'existence n'avait encore jusqu'ici, jamais été reconnue chez les *Vaucheria*.

Il existe aussi, dans ces Algues, de la métachromatine. Mais les corpuscules métachromatiques sont peu nombreux; ils sont sans doute colorables vitalement, mais passent inaperçus au milieu des précipités tannoïdiques. Par contre, on les met parfaitement en évidence en employant la réaction d'ARTHUR MEYER : en colorant l'Algue vivante au moyen du bleu de méthylène, puis en décolorant par une solution aqueuse d'acide sulfurique à 1 p. 100, on observe, dans les siphons, des granules qui restent intensément teints en bleu; ce sont des grains de métachromatine; on les distingue encore plus facilement en fixant quelques filaments par l'alcool à 95°, et en les colorant par l'hématéine ou le bleu de crésyl; les corpuscules, très disséminés, apparaissent avec une métachromasie marquée. NADSON et BRÜLLOWA avaient déjà bien observé, semble-t-il, ces éléments. M^{me} MOREAU en a donné une description précise et nous n'insisterons pas plus longtemps sur leurs caractères.

Nous ferons seulement remarquer que les teintures vitales usuelles que nous avons employées, sont impropres à colorer les grains mats. Les chondriosomes aussi

sont réfractaires, comme on le sait depuis longtemps, à la plupart des colorations vitales; et ce caractère, joint à ceux que l'on peut tirer de leur multiplication par bipartition, de leurs altérations vésiculeuses, rapproche encore nos grains mats des éléments mitochondriaux.

Poussant plus loin l'analyse, il convient maintenant d'abandonner l'étude vitale qui a donné tout son rendement. Il faut aborder l'étude des *Vaucheria* après fixation et coloration. Nous avons fixé des siphons par les liquides de BOUIN, de REGAUD, par la méthode de BENDA et par le mélange chromo-osmique de MEVES. La fixation terminée, les filaments ont été deshydratés, puis, autant que possible, orientés longitudinalement et agglomérés en faisceaux serrés, enfin inclus à la paraffine. Ils ont été débités en coupes, épaisses de 2 μ et 10 μ ; ces dernières montrent beaucoup mieux les détails structuraux pour les raisons que nous avons indiquées. Le procédé de choix, dans cette étude des *Vaucheria*, est même de ne pas recourir aux coupes minces et de colorer directement, sur lame, les filaments, dès qu'ils sortent du fixateur. Nous avons utilisé la coloration à l'hématoxyline ferrique, mais les méthodes à la fuchsine, d'ALTMANN, et surtout de KÜLL, sont bien préférables; elles donnent des préparations plus nettes, et dans lesquelles on peut distinguer les globules graisseux, noircis par l'acide osmique, des éléments fuchsinophiles.

Nous établirons donc notre description d'après des filaments préparés dans les conditions les meilleures, c'est à dire fixés par le liquide chromo-osmique, et colorés directement, sur lame, par le procédé de KÜLL (1)

1. Une coloration à l'hématoxyline ferrique donne des résultats absolument

(pl. I, fig. 1 et 2). Les chloroplastes sont colorés en rouge vif; ils présentent tous les dispositifs observés sur le vivant; nummulaires dans certains siphons, ils apparaissent dans d'autres allongés fusiformes, avec constriction équatoriale plus ou moins profonde, indiquant un processus de division; ils portent, en des points variables de leur surface, des globules graisseux qui ressortent fortement par leur teinte brun foncé. Entre les chloroplastes on observe, quand ceux-ci sont disciformes, une grande quantité de granulations sphériques colorées en rouge vif, et, quand ils sont allongés et en voie de bipartition, ces granules passent à de courts bâtonnets, souvent renflés à leurs extrémités en forme d'haltères, indiquant des figures de division. Il est clair que ces petits éléments fuchsinophiles, qui se multiplient en même temps que les chromatophores, représentent les grains mûrs dont l'observation vitale nous avait révélé la présence. Enfin, on peut souvent distinguer, mêlées à tous ces éléments fuchsinophiles, de très fines sphérules brunies par l'acide osmique, correspondant aux grains brillants décrits plus haut. Les noyaux (pl. I, fig. 1 et 2 N.), retenant le colorant à leur périphérie et sur le nucléole central, sont représentés par un cercle rouge centré par un point très fuchsinophile. La méthode employée est donc excellente puisqu'elle conserve avec fidélité tous les dispositifs structuraux du protoplasme vivant. Mais les résultats qu'elle nous donne sont surtout intéressants parce qu'ils nous permettent d'approfondir et même de déterminer l'exacte signification de ceux de ces éléments

analogues, mais les éléments fuchsinophiles sont teints en noir et se distinguent très mal des inclusions osmioréductrices.

dont la nature est encore incertaine. C'est le cas de nos grains mats; nous les avons, à deux reprises déjà, rapprochés des chondriosomes. Le fait qu'un fixateur sans acide acétique ni alcool, c'est à dire un fixateur mitochondrial les conserve sans altérations, et qu'ils se colorent avec une grande intensité par une méthode instituée pour déceler les chondriosomes, nous conduit à admettre, sans réserves cette fois, leur nature mitochondriale; il serait illogique de ne pas les assimiler aux chondriosomes, ces organites si bien définis par leurs réactions histochimiques et leurs particularités biologiques, puisqu'ils possèdent précisément ces réactions et jouissent de ces particularités (permanence autonome par bipartition, par exemple). On pourrait aussi, pour cette assimilation de nos grains mats aux chondriosomes, utiliser le point de vue morphologique, mais ce serait inutile et sans valeur : inutile, parce que les caractères tirés de l'histochimie et de l'évolution ontogénique sont suffisants à eux seuls; sans valeur, parce que, s'il y a bien des chondriosomes granuleux, comme le sont nos grains au repos, il existe des corps granuleux absolument indépendants du chondriome. Ce sont, entre autres, chez les *Vaucheria*, ces petites sphérules graisseuses ou lipoïdes, libres dans le cytoplasme, et se distinguant si nettement, par leurs caractères microchimiques et leur allure générale, des chondriosomes.

Mais, pour encore mieux assurer nos conclusions, nous effectuerons une contre-épreuve en traitant des filaments de *Vaucheria* par des méthodes non mitochondriales. C'est pourquoi nous avons examiné des siphons fixés au liquide de Bouin et colorés à l'hématoxyline ferrique. Les noyaux ont l'aspect de sphères, pleines de très fines

croûtelles chromatiques anastomosées en réseau ; le nucléole est central ou très légèrement excentrique ; bref, les images nucléaires sont plus détaillées qu'avec les méthodes précédentes, ce qui n'est pas un avantage, car les détails ainsi manifestés, la charpente chromatique en particulier, invisibles sur le vivant, paraissent bien être artificiels. Les chloroplastes sont conservés ; mais ils sont contractés, et, dans beaucoup de cas, creusés d'alvéoles irrégulières qui leur donnent un aspect vaguement spongieux. Enfin, les grains dont nous avons déterminé plus haut la nature mitochondriale, sont, comme il fallait s'y attendre, en usant d'un fixateur à acide acétique, détruits presque partout ; lorsqu'on en retrouve trace, ils sont transformés en petites vésicules à paroi sidérophile. L'effet caractéristique du picroformol sur les siphons des *Vaucheria* est donc de faire ressortir les noyaux, de contracter et souvent d'altérer les chloroplastes, de détruire ou d'altérer profondément les chondriosomes. Tous ces effets sont ceux que l'on a, depuis longtemps, reconnus à ce fixateur sur les cellules les plus diverses, et son emploi ne peut que confirmer définitivement les résultats de notre analyse cytologique du protoplasma des *Vaucheria*.

Quelle est la destinée des chloroplastes et des chondriosomes dans les organes sexuels et pendant la fécondation ? Nous n'avons malheureusement pas pu, faute de matériel vivant, étudier le développement des anthéridies et la structure des anthérozoïdes. Mais il est clair que, dans l'oogone, comme on l'a reconnu depuis longtemps, on retrouve les chloroplastes sans modifications ; les chondriosomes y sont également représentés sous leur forme habituelle. Corpuscules mitochondriaux et chloro-

phylliens se transmettent ainsi par l'œuf aux générations nouvelles.

§ 2. — Les corps figurés du cytoplasma des *Codium*

(pl. II)

Les *Codium* sont des Algues marines dont les siphons, au lieu de rester indépendants comme ceux des *Vaucheria*, s'agglomèrent sans cohésion pour former des thalles particuliers ou thallomes, ayant l'aspect caractéristique de gros cordons, relativement peu allongés, ramifiés par dichotomie, et serrés en touffes assez denses.

Il est facile d'observer « in vivo » l'intérieur des siphons, en écrasant délicatement, entre lame et lamelle, un petit fragment de thallome. On voit nettement les chloroplastes, petits corps arrondis, ovoïdes, plus ou moins allongés et irréguliers, et colorés en vert vif. Dans le cytoplasme, on distingue une grande quantité de granulations extrêmement réfringentes, animées de mouvements assez rapides. Il faut une attention très soutenue pour deviner la présence, parmi ces points brillants, de grains à éclat mat, comparables à ceux des *Vaucheria*. Au premier abord, le contenu d'un siphon de *Codium* est donc le même que celui d'un siphon de *Vaucheria*, avec cette différence que les granules graisseux ou lipoïdes du protoplasme sont beaucoup plus abondants; d'autre part, les membranes, moins translucides, rendent plus difficile l'observation vitale.

Nous avons fixé des *Codium* par la méthode de MEVES. Après inclusion à la paraffine, les fragments de thallome ont été débités en coupes de 20 μ et de 10 μ . Celles-ci, collées sur lame, ont été colorées à la fuchsine selon le

procédé d'Altmann. — Les chloroplastes apparaissent comme des corps ovoïdes, plus ou moins allongés, ou triangulaires à angles arrondis ; ils consistent en une écorce fuchsinophile, limitant un espace, une cavité incolore, qu'elle coupe et recoupe par des cloisons diversement orientées. Ces espaces incolores ne sont pas vides ; ce sont des grains d'amidon élaborés par le chromatophore. Ici, en effet, l'activité photosynthétique a pour résultat, non pas la formation d'une graisse, comme chez les *Vaucheria*, mais la production d'amidon, comme dans la majorité des végétaux verts. — Entre ces plastes, on aperçoit d'autres corps fuchsinophiles ovoïdes, à peu près de mêmes dimensions qu'eux : ce sont les noyaux (pl. II, fig. 2, 3, 4, *N*), dont la forme, assez spéciale, est celle d'un long fuseau, à contenu chromatique dense et grenu, avec un nucléole envacuolé. — Le protoplasme est encore rempli de très nombreuses granulations ; on en distingue deux catégories : des sphérules intensément noircies par l'acide osmique, répandues en abondance dans toutes les régions du thallome ; elles correspondent aux grains brillants que l'on observe sur le vivant et représentent une substance sans doute de nature lipoïde et appartenant au protoplasma (pl. II, fig. 2, 3, 4, *Gg*). A côté de ces petits globules osmiophiles, il existe une grande quantité de corpuscules colorés par la fuchsine ; ils répondent aux granulations mates que l'on devine à l'examen vital ; mais on voit alors que la forme granuleuse, très fréquente, n'est pas la seule représentée. On observe, en effet, une assez grande quantité de bâtonnets, et même de filaments fuchsinophiles, droits ou flexueux. La signification qu'il faut attribuer à ces éléments n'est pas douteuse ; il s'agit d'un chondriome typique

formé d'éléments granuleux (mitochondries) et filamenteux (chondriocontes). La figure 4, exécutée à un fort grossissement, donne une idée exacte de cet assemblage mitochondrial. Les chondriosomes sont répartis sans ordre, disséminés à peu près également dans tout le protoplasme; ils s'accumulent cependant en assez grand nombre à la périphérie des noyaux.

L'étude très détaillée que nous avons faite des *Vaucheria* nous dispense de pousser plus loin notre analyse. Nous ne pourrions d'ailleurs que nous répéter. En effet, le cytoplasme des *Codium* renferme essentiellement les mêmes éléments que celui des *Vaucheria*. Au point de vue cytologique, il n'existe entre les deux formes que des différences de détail, dans la morphologie du chondriome, dans la quantité des corps gras protoplasmiques, etc... La seule différence notable est celle qui concerne le produit de l'élaboration chlorophyllienne, lipoïde chez les *Vaucheria*, hydrocarboné chez les *Codium*.

§ 3. — Les corps figurés du cytoplasma des Bryopsis

(pl. II)

Le *Bryopsis plumosa* Ag. est une Algue marine dont les siphons sont caractérisés par une ramification pennée leur donnant l'aspect de fines plumes d'oiseau.

En examinant ce thallome vivant à un fort grossissement, on est frappé de la grande taille des chromatophores; ceux-ci ont la forme de volumineux ovoïdes; et, détail que nous n'avons encore jamais rencontré, ils sont tous pourvus d'un pyrénôïde bien caractérisé entouré d'une couronne de grains d'amidon. A côté d'eux, nous avons observé dans le protoplasme une grande quantité de gra-

nulations très réfringentes, réduisant l'acide osmique. Nous n'avons pu apercevoir d'éléments à éclat mat, comme dans les types précédentes ; la membrane des *Bryopsis* est particulièrement épaisse et constitue un sérieux obstacle à l'observation vitale.

La fixation par la méthode de MEVES, suivie d'inclusion à la paraffine, de coupes à 10 μ , puis d'une coloration à la fuchsine acide, selon le procédé de KÜLL, constitue la technique la plus favorable à l'étude des *Bryopsis*. Le protoplasme forme, à l'intérieur de la membrane, un revêtement ininterrompu limitant une grande vacuole axile. Les chloroplastes, très abondants en certains points, très disséminés en d'autres, sont renfermés dans cette couche cytoplasmique. Ce sont des corps volumineux, ovoïdes ou fusiformes, parfois effilés en pointe à leurs extrémités. Leur masse n'est pas homogène, mais ils sont formés d'une trame de fibrilles anastomosées, et leur structure rappelle celle des chromatophores des Conjuguées (*Spirogyra* ; *Cosmarium*) que nous a fait connaître GUILLIERMOND. Ils portent un, et souvent même deux pyrénoides, petites masses très fuchsinophiles, polygonales, à aspect cristallin, situées dans une aire incolore représentant la couronne amylacée visible sur le vivant. Le cytoplasme contient encore de nombreuses granulations fuchsinophiles qui sont évidemment des mitochondries ; il n'y a pas de chondriocontes. — L'acide osmique décèle d'autres grains, très nombreux, correspondant aux sphérules brillantes visibles sur le vivant. Enfin les noyaux, assez abondants, sont petits, arrondis, et ressemblent à ceux des *Vaucheria*. Nous ajouterons que la vacuole axile renferme un produit dont nous n'avons pu préciser la nature, mais que certaines techniques (méthode de

Regaud) mettent très nettement en évidence sous forme d'abondants précipités granuleux. C'est sans doute un corps de nature tannoïdique, analogue à celui qui existe chez les *Vaucheria*.

Le contenu du protoplasme des *Bryopsis* ne diffère donc pas essentiellement de celui des autres Siphonées. Nous retrouvons, à côtés des chloroplastes, ici d'une structure assez complexe, un chondriome typique et un lipoïde protoplasmique.

Nos recherches sur la cytologie des Siphonées, basées sur une analyse méthodique et précise des constituants protoplasmiques, apportent une solution complète et difficilement contestable, des problèmes dont nous posions brièvement l'énoncé au début de cette étude.

Les observations de RUDOLPH et de F. MOREAU, qui ont vu, pour la première fois, le chondriome des *Vaucheria* sont parfaitement exactes. En outre, nous avons montré, chez les autres Siphonées, l'existence d'un chondriome analogue et aussi typique.

Chloroplastes et chondriosomes évoluent parallèlement sans qu'il soit possible de déceler des rapports quelconques entre ces deux systèmes.

Les chloroplastes et les chondriosomes sont, de même, complètement indépendants, génétiquement au moins, des noyaux.

Enfin, ce n'est certainement pas chez les Siphonées qu'il faut rechercher des exemples capables de démontrer que les éléments granuleux de la cellule ont été abusivement décrits sous le nom de mitochondries, et constituent un ensemble unique et particulier. L'étude du

protoplasme des Siphonées montre à l'évidence que ses formations granuleuses sont hétérogènes et constituent deux groupes absolument distincts par tous leurs caractères : l'un constitué par des éléments se multipliant par division, et dont les réactions histochimiques sont les mêmes que celles des corpuscules décrits depuis ALTMANN, BENDA et MEVES, sous le nom de *mitochondries* ; l'autre formé d'unités inertes, que la microchimie nous enseigne être des inclusions lipoïdes.

Par la facilité de leur étude, par la possibilité d'observer vitalement le contenu de leur protoplasme, les Siphonées, surtout les *Vaucheria* constituent d'excellents objets de démonstration ; leur étude cytologique est ainsi une véritable introduction à celle, plus compliquée, des autres Algues.

CHAPITRE III

LES CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DU CYTOPLASMA DES PHÉOPHYCÉES

Cette étude comprendra deux parties : nous nous attacherons d'abord à décrire l'évolution des plastes chez les Algues brunes et les rapports éventuels de ces organites avec les chondriosomes ; nous envisagerons ensuite les autres inclusions remarquables que renferme le cytoplasme et la signification qu'il convient de leur accorder.

ARTICLE I

Évolution des plastes et des chondriosomes chez les Phéophycées

Nous rappellerons brièvement les faits connus sur cette question : ils sont rares et contradictoires. SCHMITZ et SCHIMPER ont conclu, souvent sans preuves, à la permanence des phéoplastes pendant tout le cycle évolutif ; NICOLosi-RONCATI et LE TOUZÉ, adoptent un point de vue différent et admettent que les plastes résultent, ici comme dans les Végétaux supérieurs, de la différenciation de mitochondries. Si l'on ajoute que, sur le processus même de la différenciation, NICOLosi-RONCATI et LE TOUZÉ sont en désaccord, on saisira toute la confusion qui règne

dans cette partie spéciale de la biologie des Algues brunes. Nous avons examiné des types appartenant au groupe des Fucacées ainsi qu'à deux familles de Phéosporées (Ectocarpacées et Sphacélariacées). Ce sont les Fucacées que nous avons étudiées avec le plus de détails. Nous les envisagerons d'abord dans un paragraphe spécial.

§ 1^{er}. — Évolution des plastes et des chondriosomes
dans les Fucacées

Nous avons examiné des *Fucus* (*F. platycarpus*, *Thur*, et sa variété *spiralis* Sauv., *F. vesiculosus* L., *F. serratus* L.), *Pelvetia* (*P. canaliculata* Dec. et *Thur.*), *Ascophyllum* (*A. nodosum* Le Jolis.) et *Cystoseira* sp. Au point de vue qui nous intéresse, ces Algues se comportent d'une façon absolument identique (1). Il nous suffira donc de prendre un seul exemple, dont nous donnerons une étude détaillée ; au cours de celle-ci, s'il y a lieu, nous indiquerons les quelques particularités présentées par les autres types. La description qui va suivre a pour objet *Fucus platycarpus* *Thur.*

A. — Cellule apicale et fronde

Le thalle des *Fucus* est formé, on le sait, d'un tissu qui s'édifie peu à peu par l'activité d'une cellule apicale.

1. SAUVAGEAU (1908) suppose que la connaissance de l'histologie des *Fucus* serait très utile pour distinguer les multiples espèces et variétés de ce genre. Sauf erreur, une étude de cet ordre n'a jamais encore été faite ; aussi avons-nous tenu à examiner avec attention les types différents que nous venons de citer. Nous avons dû reconnaître qu'au point de vue de leur structure intime, ils ne présentent aucune différence appréciable ; et nous croyons bien difficile de trouver dans la cytologie des *Fucus* des caractères utilisables en systématique.

Celle-ci, qui a été souvent décrite, est très remarquable par sa grande taille (fig. 1); elle est située au sommet des

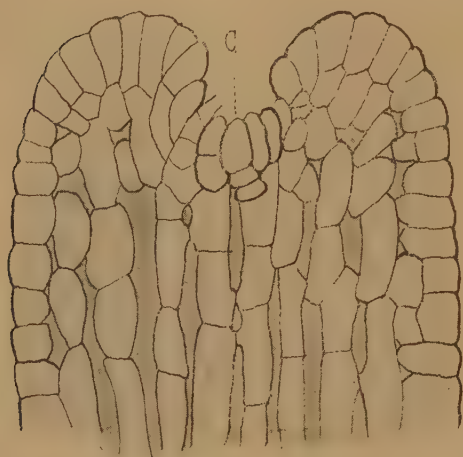


FIG. 1.

Point végétatif de *Fucus* (d'après OLTMANN).

c : cellule apicale.

rameaux du thalle, dans une crypte profonde ne communiquant avec l'extérieur que par un orifice étroit, souvent obturé partiellement par du mucus. Le contenu de cette cellule n'a jamais été précisé. On sait seulement qu'elle renferme un noyau volumineux.

La cellule initiale n'existe qu'autant qu'elle fonctionne ;

il faut donc la rechercher au sommet des frondes jeunes, en voie de croissance ; mais les objets les plus favorables à son étude sont les plantules de 2 mm. à 1 cm. Celles-ci sont toujours abondantes, sur les supports les plus divers, au voisinage de touffes de *Fucus* ; elles représentent les premiers stades de la différenciation de l'embryon. En outre, les frondes, même les plus âgées, lorsqu'elles ont été accidentellement sectionnées ou déchirées, produisent à l'endroit même du traumatisme, à partir des éléments de leur nervure médiane, des bouquets très serrés de plantules également favorables à l'étude de la cellule apicale.

Saisir sur le vivant la cellule initiale des *Fucus* est

une opération presque impossible ; enfouie au fond d'une cavité, au milieu d'un tissu compact, c'est un élément très difficilement abordable dans des conditions compatibles avec sa vitalité. Adressons-nous cependant aux extrémités d'un thalle jeune, mais déjà bien développé ; ce sont des lames plates, dont le sommet est légèrement dilaté, à la partie médiane, par la présence de deux lèvres très rapprochées, limitant la fente qui donne accès dans la crypte apicale. Grâce aux dimensions de ces lames, larges d'un centimètre, on peut, sans difficultés, avec un microtome à moëlle de sureau, débiter leur extrémité en coupes assez minces. On rejette celles qui passent par la cavité apicale, et dont le centre est un trou. Au niveau du fond de la crypte, au contraire, on observe que les coupes sont centrées par un tissu formé d'éléments serrés ; c'est le méristème initial, qui tranche, par sa teinte verte, sur les autres tissus, plus pâles, parce que moins denses, représentés dans la section. Un fort grossissement ne décèle pas exactement, au sein des tissus vivants, la cellule apicale ; mais dans les coupes les plus fines, il est impossible d'apercevoir, à son emplacement probable, une zone incolore, même très limitée. Toutes les cellules sont vertes et renferment de petits phéoplastes aciculaires ; il y a donc de fortes présomptions pour que la cellule apicale en contienne aussi.

Pour apercevoir la cellule apicale elle-même, il est indispensable d'employer la méthode des coupes minces après fixation. C'est pourquoi des extrémités de thalles jeunes et des plantules ont été fixés par le formol, les liquides de REGAUD, de MEVES et de BOUIN (1). Mais ces

1. Le formol et le liquide IV de REGAUD donnent d'assez bons résultats, très concordants. Le picroformol de BOUIN ne conserve que le noyau. Le mé-

réactifs n'atteignent que difficilement la cellule apicale ; nous avons dit les dispositifs qui défendent cet élément contre les atteintes de l'extérieur, et il est facile de comprendre qu'un fixateur, même pénétrant, ne peut instantanément traverser les nombreuses couches cellulaires entourant la cellule apicale, ni diffuser immédiatement dans la crypte très fermée qui la surmonte. Des phénomènes d'altération, d'autolyse sans doute, ont donc le temps de se dérouler dans les cellules du point végétatif, avant que le fixateur soit venu les immobiliser. Ces circonstances rendent peu facile une bonne conservation de l'élément initial. Ce n'est que par la multiplicité des essais qu'on arrive à obtenir quelques images acceptables, à certains points de vue au moins, de la cellule apicale, et il faut superposer les divers aspects ainsi observés pour se faire une idée précise de son contenu.

C'est une grosse cellule, en forme de pyramide tronquée, (fig. 2) ou de tonnelet (pl. IV, fig. 1 et 2). Son cytoplasma, loin d'être homogène, est spumeux, comme celui d'un très grand nombre de Phéophycées, c'est à dire formé d'un système de lamelles minces et de fins trabécules anastomosés, limitant des vacuoles polyédriques. Le noyau, volumineux, occupe une position variable ; mais il est toujours entouré d'une auréole protoplasmique dense. Les lames et les trabécules du cytoplasme, ainsi que la zone périnucléaire, contiennent des bâtonnets fortement colorables par l'hématoxyline ferrique, souvent renflés en fuseau, et atteignant, en moyenne, 2 μ de

longe de MEVES détermine dans la cellule apicale, sans doute par la lenteur de sa pénétration, peut-être aussi par la liquéfaction de beaucoup de « grains de fucosane » (Voir p. 69 : action de l'acide osmique), un chaos au sein duquel les divers éléments cellulaires ont perdu toute individualité.

longueur sur 1 μ de largeur, chiffres légèrement variables d'ailleurs, dans un même type, en plus ou en moins. Ce sont évidemment les phéoplastes, dont l'étude sur le vivant nous avait laissé deviner la présence dans la cellule apicale.



FIG. 2. — Cellule apicale de *Fucus*.

Mais il faut noter que ces organites, chargés de pigment, ne sont bien visibles que par les techniques mitochondriales; ils présentent donc les réactions histochimiques des chondriosomes. Encore apparaissent-ils, même par ces procédés favorables, souvent altérés (transformés en

vésicules, p. ex.), sans doute à cause de l'arrivée trop tardive du fixateur à leur contact; ce sont par conséquent des éléments très fragiles. Et l'on comprend qu'ils soient restés inaperçus des précédents observateurs, dont les études sur la cellule initiale étaient basées, sans exception, sur l'emploi des liquides courants de l'histologie, tous plus ou moins mêlés d'acide acétique ou d'alcool.

Les plastes et le noyau ne sont pas les seuls éléments figurés de la cellule apicale. On observe, en effet, après fixation au formol ou par la méthode de REGAUD, alignées en files irrégulières dans ses travées protoplasmiques, et groupées en plus grande abondance autour du noyau, de très petites sphérules qui prennent avec intensité l'hématoxyline ferrique. Les liquides contenant de l'acide acétique détruisent complètement ces corpuscules qui sont encore plus fragiles que les phéoplastes; dans beaucoup de cas, quand la fixation a été mauvaise, ils se présentent avec un aspect vésiculeux très caractéristique. Toutes ces particularités nous forcent à les considérer comme des chondriosomes granuleux, comme des mitochondries. DANGEARD nous a reproché cette conception: il serait plutôt porté à assimiler ces grains à ses « microsomes » dont l'ensemble où « sphérome » comprend tous les corps granuleux de la cellule. Nous avons déjà montré, par l'étude des *Vaucheria* qu'il y a lieu de distinguer chez ces Algues au moins deux catégories, absolument différentes, de formations granuleuses. L'une de celles-ci est formée d'éléments présentant toutes les réactions histo-chimiques, si caractéristiques, si générales et si précises, des organites désignés, depuis BENDA et MEVES, sous le nom de mitochondries. Nos granules cytoplasmiques des Fucacées possèdent ces mêmes réactions et il est, par là

même, impossible de les considérer autrement que comme des chondriosomes. Une autre catégorie comprend des globules lipoïdes « inertes », sans réactions communes avec les grains mitochondriaux ; à eux seuls, on pourrait actuellement réserver, s'il était significatif, le nom de « microsomes ». Il est donc démontré que nos sphérules sidérophiles des Fucacées sont bien des mitochondries et n'ont rien de commun avec les « microsomes » de DANGEARD.

Enfin, la cellule initiale renferme un grand nombre de gros globules, colorés en jaune vif par le bichromate de potassium dans la méthode de REGAUD : ils représentent les grains de fucosane.

La cellule apicale subit des divisions répétées qui la clivent suivant des plans définis, bien déterminés par ÖLTMANN. LE TOUZÉ a montré que les segments détachés latéralement forment les régions périphériques du thalle, le « tissu pariétal » caractérisé par des cellules isodiamétriques ; au contraire, les segments basaux de l'élément initial sont destinés à évoluer en cellules allongées, à parois d'abord fortement gélifiées : les « hyphes », qui constituent le tissu profond, « central », de la fronde. Cette distinction, à la fois anatomique et ontogénique, n'est d'ailleurs valable que dans les régions jeunes, car dans les parties âgées, les couches les plus internes du tissu pariétal se transforment en hyphes (petites hyphes) qui viennent se mêler à celles provenant du tissu central (grandes hyphes). Nous admettons très volontiers l'exactitude de ces conclusions de LE TOUZÉ. Au point de vue cytologique, les cellules parenchymateuses des couches pariétales ont en effet une tout autre histoire que les éléments allongés du tissu central. Dans les cellules

périphériques, les phéoplastes augmentent rapidement de taille : encore bacilliformes dans les premiers segments détachés par la cellule apicale, ils se renflent, prennent l'aspect de gros fuseaux, puis de globules volumineux dont le diamètre atteint 5 ou 6 μ (phéoplastes du méristème : 1 μ) ; ils deviennent en outre de plus en plus résistants vis à vis de l'acide acétique et de l'alcool, et, en même temps, se chargent de pigment. Les cellules de cette région subissent donc une différenciation marquée en vue de l'accomplissement de leur rôle assimilateur. Au contraire, dans les hyphes, les plastes gardent une petite taille, n'augmentent que très peu de volume et restent faiblement pigmentés. Ces cellules demeurent, même assez loin du point végétatif, à peu près morphologiquement indifférenciées, contrairement à celles du tissu pariétal. Leurs potentialités sont d'ailleurs très étendues, comme il convient à des éléments peu spécialisés, et, seules, elles sont capables de revenir à l'activité embryonnaire : ainsi, lorsque, par un traumatisme quelconque, le thalle se trouve rompu ou déchiré en un de ses points, les cellules profondes mises à nu, entrent aussitôt division et régénèrent, comme nous l'avons dit, sur la blessure même, une touffe très serrée de plantules, toutes pourvues d'une cellule apicale et capables de croissance ultérieure. Les cellules assimilatrices de la périphérie ne jouent, au contraire, pas de rôle dans ce phénomène. Cette indifférenciation des éléments centraux semble même persister dans les régions âgées du thalle où les hyphes subissent des adaptations spéciales, perdent leur protoplasme, et deviennent fibreuses. De tels éléments, uniquement conformés pour résister aux actions mécaniques, sont incapables de

reprendre l'activité embryonnaire, et cependant, il peut se produire à leur niveau des bourgeonnements de plantules adventives, ce qui s'explique en admettant que des cellules centrales se sont maintenues jusque-là à l'état indifférencié, au milieu des cordons fibreux.

Quant aux mitochondries, elles persistent absolument sans modifications, avec partout les mêmes caractères : fragilité vis à vis des fixateurs non mitochondriaux, altérations vésiculeuses, etc..., aussi bien dans les cellules pariétales que dans les hyphes. Elles évoluent donc indépendamment des phéoplastes.

B. — Conceptacles

On a souvent cherché à préciser l'origine des conceptacles. REINKE (1876) qui, le premier, a abordé cette question, voit leur naissance dans un clivage entre des cellules périphériques, déterminant une fente qui s'élargit progressivement pour former une véritable poche. Depuis les importants travaux de BOWER (1880) et d'OLTMANN (1889) et les recherches moins considérables de VALIANTE, BARTON, GRUBER, il semble que l'on soit à peu près d'accord (voir OLTMANN, 1904) pour admettre que le conceptacle naît, au voisinage du point végétatif, par l'affaissement d'une cellule épidermique (« cellule initiale » de BOWER) ; il se produit ainsi une cavité, qui se creuse et s'élargit de plus en plus, pour venir en contact par sa base, dans plusieurs cas tout au moins (*Fucus*, par exemple d'après BOWER), avec les tissus profonds du thalle. Nous avons dit que ces cellules centrales gardent, jusqu'à un certain point, le type embryonnaire manifesté à la fois par des caractères morphologiques (très petits plastes), et physiologiques (potentielités étendues). Aussi

avons-nous d'abord admis, à titre tout provisoire, qu'il y avait peut-être, dans cet approfondissement de la cavité sexuelle, allant toucher par sa base, les tissus internes peu différenciés, un mécanisme assurant la continuité de la substance embryonnaire, ce phénomène commun aux deux règnes, et si bien mis en évidence, chez les Végétaux supérieurs, par SACHS, dans un schéma classique (1). Les tissus de revêtement, à cellules pourvues de très gros plastes, nous semblaient en effet, avec évidence, uniquement vouées à assurer la fonction chlorophyllienne, et totalement incapables de se différencier. Notre conception était exacte jusqu'à un certain point : les cellules très spécialisées sont incapables, ici comme dans la plupart des êtres vivants, de revenir à l'activité embryonnaire pour former des gamètes ; et il existe bien, chez les Fucacées, un dispositif assurant la perpétuité du protoplasme indifférencié. Mais ce dispositif n'est pas tout à fait celui que nous avons d'abord admis sur la foi des descriptions de BOWER et d'OLTMANNs. Le mécanisme de la naissance des conceptacles ne paraît pas être, en effet, tel que l'ont esquissé ces auteurs.

Le processus que nous allons décrire est surtout net chez *Ascophyllum*. En étudiant de jeunes pousses latérales de cette Algue, à peine renflées, mais commençant à former des conceptacles, nous avons pu observer nettement l'origine de ceux-ci. Au voisinage immédiat de la crypte apicale, on aperçoit souvent, en coupe longitudinale, une ou plusieurs autres cryptes identiquement conformées ; on pourrait croire à des points végétatifs secondaires. Examinés à un fort grossissement, les cel-

1. J. SACHS. Vorlesungen über Pflanzen Physiologie. II^{te} Aufl. Leipzig. 1887. p. 407.

lules qui revêtent l'intérieur de ces invaginations, renferment, comme celles de la cavité apicale, de tout petits phéoplastes en forme de bâtonnets, et des mitochondries. A une distance un peu plus grande du point végétatif, on aperçoit des cryptes très semblables, mais plus profondes, plus larges, plus spacieuses. Plus loin encore du sommet, ces cavernes ont beaucoup augmenté de volume; mais elles se dilatent seulement à la base, en formant des cavités sphériques, tandis que leur orifice reste étroit. Dès lors, elles ont l'aspect de véritables conceptacles. Leur paroi est tapissée d'une couche de cellules à gros noyau, et à phéoplastes bacilliformes semblables à ceux des éléments initiaux. Il est clair que ces très jeunes conceptacles ne sont pas autre chose que des fragments du point végétatif apical; au moment de l'activité sexuelle, la cellule apicale modifie le rythme de ses divisions; elle détache, non seulement des segments pour former du tissu végétif et accroître la plante, mais elle émet encore des diverticules qui sont entraînés par l'allongement général de la pointe; ces diverticules de substance embryonnaire s'accroissent et forment les jeunes conceptacles (1). Quand la cellule initiale a émis un certain nombre d'invaginations sexuelles, elle s'arrête alors, peut-être épuisée par sa suractivité et la croissance s'arrête. Nos conclusions sont donc un peu différentes de celles de

1. Ce n'est d'ailleurs, chez *Ascophyllum*, qu'un cas particulier d'un processus général; on sait en effet que le point végétatif de cet Algue, se dédouble normalement pour former des cavités, les cavités marginales, dans lesquelles naissent les pousses latérales. Quant aux cryptes pilifères de beaucoup de Fucacées, dont on a discuté les homologues avec les conceptacles, elles sont sans doute, comme ceux-ci, des diverticules de la cavité apicale, mais demeurés stériles. Celle-ci, dans les jeunes plantules, n'est-elle pas d'ailleurs une véritable crypte pilifère, avec le bouquet de poils qui sort par son orifice?

nos devanciers ; mais elles expliquent quelques particularités dont on ne pouvait exactement discerner la raison ; elles permettent de comprendre, en particulier, pourquoi les conceptacles apparaissent toujours au voisinage du point végétatif ; pourquoi, comme on le remarque même à l'œil nu, leurs premières ébauches semblent sortir de la crypte apicale, et pourquoi leurs groupements sont si fréquemment localisés aux extrémités du thalle.

Les jeunes conceptacles sont donc tapissés par une couche de cellules embryonnaires. Cette couche est un véritable « épithélium » sexuel, dont les éléments, très actifs, forment les gamètes. Ils produisent d'abord des poils stériles, tout comme les cellules initiales du point végétatif des jeunes plantules. Puis ils donnent naissance aux gamètes, suivant le procédé bien connu, sur lequel nous ne reviendrons pas. Dès le début, la jeune oogone, ainsi que le poil anthéridien primitif, posséderont la même constitution cytologique que leurs cellules génératrices, identique à celle de l'élément initial, et caractérisée elle-même par de petits phéoplastes.

a) *Oogone* (pl. III). — L'évolution de l'oogone est excessivement simple. Dès le début, elle possède, comme nous l'avons déjà dit, des plastes petits, minces, ayant l'aspect d'un bâtonnet ou d'un fuseau délié (fig. 3). A côté existent des chondriosomes de type granuleux. Le cytoplasme est assez dense au centre de l'oogone ; il y a là une région sans vacuoles où sont localisés les noyaux et où ont lieu leurs divisions. Les plastes s'y multiplient activement comme le montrent leurs formes en haltères qui sont de règle à ce stade (pl. III, fig. 1 et fig. 3 du texte). Les parties périphériques sont au contraire riches

en petites vacuoles, et renferment de nombreux grains de fucosane. Quand les cinèses maturatrices sont achevées l'oogone se divise, comme on le sait depuis longtemps,

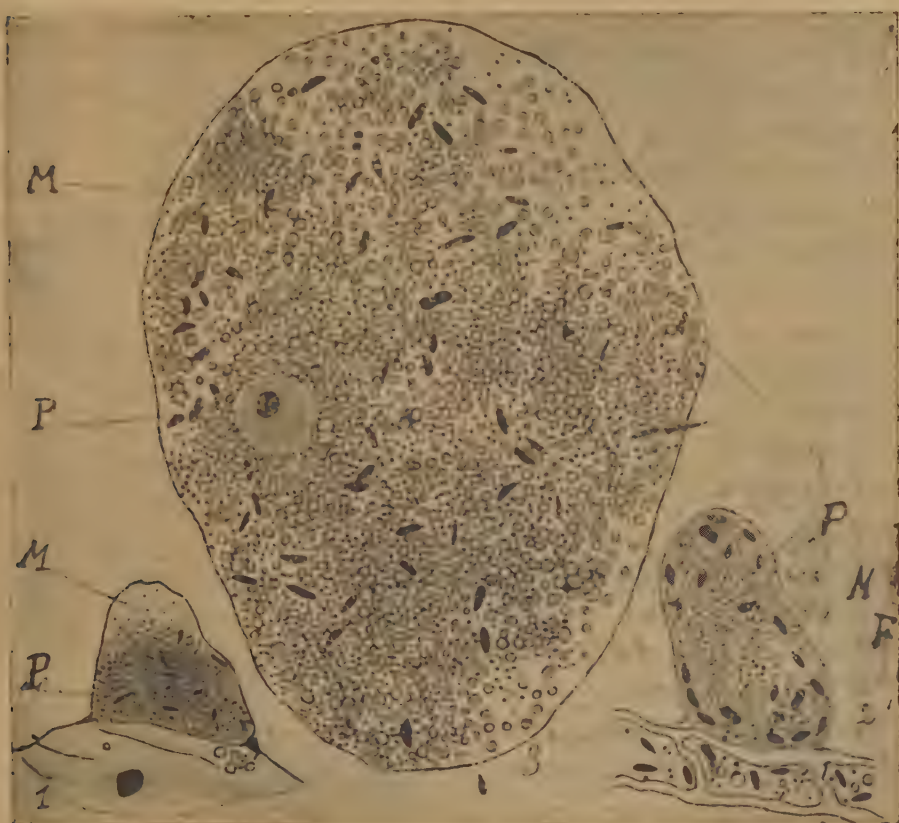


FIG. 3. — Oogone de *Fucus* à divers stades de son développement.

en un nombre d'oosphères variable avec les espèces. Ces oosphères ont un cytoplasme entièrement spumeux, bourré de « grains de fucosane » et de globules osmio-déducteurs, de nature probablement lipophile. Elles renferment une multitude de mitochondries ainsi qu'un

grand nombre de phéoplastes fusiformes (fig. 3 et pl. III, fig. 2). Ceux-ci sont très colorés; ils sont aussi un peu plus volumineux que ceux de la cellule apicale; mais ils restent de petite taille, et leur sensibilité vis à vis des réactifs fixateurs est très grande; l'acide acétique les transforme en globules plus ou moins vésiculeux.

Les oosphères fécondées forment des embryons dont les cellules, après les premières divisions ont exactement la même constitution qu'elles (pl. III, fig. 3). Plus tard il s'établit une différenciation marquée par l'apparition de la cellule apicale, qui conserve seule les caractères cytologiques de la cellule œuf.

b) *Anthéridie* (pl. IV, fig. 3 à 17 et fig. 4 du texte). — On a beaucoup discuté sur l'évolution de l'anthéridie et sur la structure des anthérozoïdes. Ce dernier point a été particulièrement agité. Rappelons que deux théories sont en présence : pour BEHRENS (1887) la presque totalité du corps de l'anthérozoïde est formée par de la substance nucléaire, de sorte que ce gamète serait essentiellement un noyau flagellé; le protoplasme serait réduit à une mince couche enveloppante renfermant le point rouge. STRASBURGER (1897) partage cette conception et RETZIUS (1906) a défendu des idées analogues; mais, pour RETZIUS, il existe à côté du noyau, outre le point rouge, un corps spécial, formé de quelques sphérules accolées, représentant un « Nebenkern » comparable à celui de beaucoup de spermatozoïdes animaux. Enfin, récemment (1918), MEVES s'est rallié, dans les grandes lignes, aux idées de RETZIUS, qu'il précise et modifie : il soutient que l'anthérozoïde mûr est exclusivement formé par le noyau, corps allongé et aplati, flanqué de deux masses : l'une

est un « Nebenkern » et provient de la fusion de mitochondries présentes dans le cytoplasme de l'anthéridie; l'autre est le point rouge. Une conception tout à fait différente a été exprimée par GUIGNARD (1889) : ce savant admet en effet que l'anthérozoïde est un corps en grande partie de nature protoplasmique; le noyau est une petite sphère située près du point rouge. OLTMANNs a adopté ce point de vue dans son Traité (1904) et KYLIN (1916), n'ayant pu retrouver le nebenkern de RETZIUS, pense aussi qu'une portion très notable du volume de l'anthérozoïde, toute la pointe en particulier, est formée par du cytoplasme; le noyau est pour lui un corps cependant assez volumineux, ovoïde, et situé non loin du point rouge. Les défenseurs de ces deux conceptions s'accordent presque tous (BEHRENS, STRASBURGER, GUIGNARD, KYLIN) pour admettre que le point rouge est un chromatophore spécial, directement issu des phéoplastes du poil anthéridien primitif, lesquels se sont multipliés en changeant de couleur. MEVES seul soutient un autre point de vue; pour lui, en effet, le point rouge dériverait d'une mitochondrie; opinion d'ailleurs hypothétique, puisque des observations précises manquent pour l'appuyer.

Devant ces divergences de vues, de nouvelles recherches s'imposaient. Nous avons donc étudié en détail l'origine des conceptacles dans le genre *Fucus*.

La première ébauche de l'anthéridie n'est autre chose qu'une ramification d'un poil ou d'une touffe de poils. C'est une cellule en forme de tonnelet plus ou moins allongé. Sur le vivant on distingue en son centre un noyau globuleux. Le cytoplasme, creusé de quelques vacuoles, renferme des phéoplastes petits et faiblement; pigmentés, ainsi que de nombreux globules réfringents

beaucoup de ceux-ci sont colorables vitalement par le rouge neutre, le bleu de Nil, le bleu de crésyl : ce sont des « grains de fucosane » ; d'autres ne fixent pas ces teintures, mais réduisent un peu l'acide osmique et représentent des formations probablement lipoïdes. Après fixation par le liquide de REGAUD et coloration par l'hématoxyline ferrique, on retrouve tous ces éléments ; le fucosane apparaît sous forme de gros grains fortement colorés en jaune vif par le bichromate. Les plastes ont l'aspect de petits fuseaux très sidérophiles. Les gouttelettes lipoïdes, seules, ne peuvent être mises en évidence par cette méthode, et, pour les apercevoir, il faut recourir aux procédés comportant l'emploi de l'acide osmique. La fixation au liquide chromo-osmique, suivie d'une coloration à la fuchsine acide, selon ALTMANN ou KÜLL, donne de particulièrement bons résultats : le noyau est teint en rouge plus ou moins orangé, les plastes en rouge vif, les grains de fucosane en jaune, les lipoïdes en brun foncé. Mais, par toutes ces méthodes, on note en outre que le cytoplasma de la future anthéridie est parsemé, comme celui de toutes les cellules des *Fucus*, de grains ténus, fortement colorables par l'hématoxyline et la fuchsine, et qui sont des mitochondries.

C'est dans cette cellule que va s'effectuer la première division nucléaire. Ces mitoses vont se succéder jusqu'à formation de 64 noyaux fils, dont chacun sera dévolu à un anthérozoïde. Pendant toute cette période de maturation, le cytoplasme est le siège de phénomènes très remarquables ayant aussi pour point d'aboutissement la constitution définitive des gamètes. On constate d'abord une rapide multiplication des phéoplastes dont le nombre augmente corrélativement à celui des noyaux ; ils se

divisent par bipartition (pl. IV, fig. 4, 5, 6 et fig. 4 du texte, 1 et 2), en prenant des formes d'haltères, dont les deux extrémités se séparent, et parfois avec une telle activité que, dans un même sac anthéridien, ils sont tous en cet état (pl. IV, fig. 4 et 5). Simultanément, les phéo-



FIG. 4. — Les dessins ont été exécutés d'après des coupes très minces de conceptacles de *Fucus platycarpus*, fixé au liquide de REGAUD. Le fucosane n'a pas été représenté.

1. Jeune anthéridie : autour des noyaux, uniformément colorés en noir, on aperçoit les phéoplastes (p) fusiformes et les mitochondries granuleuses.
2. Les phéoplastes présentent plusieurs figures de division.
3. Anthéridie plus âgée. Les plastes (p) sont effilés, ce sont de vrais chondriocotes.
4. Même stade ; mais l'anthéridie est coupée transversalement ; de plus, le grossissement est moins fort que pour les autres figures.
5. Anthéridie mûre ; à côté de chaque noyau on voit un petit amas de mitochondries granuleuses. On voit aussi quelques noyaux auxquels sont accolés les points rouges (p) en forme de fuseau allongé.

plastres commencent à pâlir assez rapidement et diminuent de taille. Le poil anthéridien paraît alors sur le vivant comme une cellule incolore renfermant quelques noyaux nucléolés. Le cytoplasme semble assez dense ; il est rempli de granulations inégalement réfringentes : les unes qui ne le sont que faiblement et par là même, difficilement observables, correspondent aux plastres décolorés. Les autres, très brillantes, comprennent des grains de fucosane et des globules lipoïdes. Après fixation et coloration, on voit avec une particulière netteté que les plastres

se sont considérablement amincis ; ils ont l'aspect de petits bâtonnets rectilignes, moins souvent flexueux, très fragiles sous l'action des fixateurs non mitochondriaux et présentant, au double point de vue morphologique et histochimique, les caractères des éléments filamenteux du chondriome ou chondriocotes (pl. IV, fig. 8, 9 et 11). A côté existent des granulations possédant les mêmes réactions microchimiques que les leucoplastes filamenteux et que l'on doit considérer comme des mitochondries (pl. IV, fig. 9, 11 et fig. 4 du texte, 3 et 4). De sorte qu'à ce stade, le protoplasma du poil anthéridien présente, en coupe obtenue par les méthodes de REGAUD ou d'ALTMANN, un aspect très particulier, que l'on ne retrouve à aucun autre moment de la vie du *Fucus* et qui est caractérisé par ce chondriome typique, en apparence homogène, formé de chondriocotes et de mitochondries. Cependant, au sein de cet ensemble dont les éléments sont actuellement équivalents, il faut distinguer les corpuscules filamenteux, directement issus des plastes, et dont la destinée n'est pas moins bien déterminée ainsi qu'on va le dire dans un instant, des granulations, qui proviennent de granulations semblables, et qui se maintiendront à cet état. A un stade encore plus avancé, on note en effet que les plastes, tout en continuant à se multiplier, augmentent légèrement de taille. Puis, quand l'anthéridie est arrivée jusqu'au terme de son développement, ils cessent leurs bipartitions, augmentent encore de volume et se chargent simultanément de pigment orangé ; ils vont alors s'accoler, un à un, aux noyaux des futurs anthérozoïdes (pl. IV, fig. 12 à 15 et fig. 4 du texte, 5). Ainsi se forme le point rouge : ce n'est donc autre chose qu'un phéoplaste modifié par perte de sa

chlorophylle et de sa phycophéine, puis production de carotène et de xanthophylle. Ce mélange de pigments xanthiques est ici à l'état cristallisé. En observant, en effet, au microscope polarisant, entre nicols croisés, des sacs anthéridiens, on voit ceux dans lesquels les points rouges sont déjà formés, se détacher, dans le champ obscur, comme autant de constellations très brillantes, chacun des chromatophores rétablissant la lumière.

La description que nous avons donnée du développement de l'anthéridie et de la formation du point rouge confirme, en les précisant sur beaucoup de points, celles de BEHRENS, de GUIGNARD, de STRASBURGER et de KYLIN. Nous n'avons pu, par contre, trouver justifiée l'hypothèse de MEVES qui fait dériver d'un grain mitochondrial le chromatophore de l'anthérozoïde : nous avons montré, en effet, qu'au cours des changements qu'ils subissent pour former les points rouges, les plastes des sacs anthéridiens évoluent et se multiplient toujours indépendamment des mitochondries, avec lesquels ils ne se confondent jamais. Ce processus est parfaitement net, et si MEVES ne l'a pas reconnu, c'est sans doute parce que, limitant ses recherches au modelage définitif de l'anthérozoïde, il a négligé l'étude totale du développement de l'anthéridie. Celle-ci ne peut, en effet, laisser aucun doute.

Il nous reste à envisager la structure de l'anthérozoïde mûr. Observé à l'état vivant (pl. IV, fig. 17), c'est un corps assez réfringent, allongé, piriforme, et à l'intérieur duquel on ne distingue à peu près rien ; on y constate cependant la présence d'un gros globule très brillant, de nature sans doute lipoïde, car il réduit faiblement l'acide osmique ; on y voit aussi le chromatophore, petit bâtonnet coloré en rouge orangé et qui occupe à peu près un

tiers en longueur de la face inférieure du gamète. Placé dans des conditions défavorables, l'anthérozoïde cesse de se mouvoir; il perd sa forme allongée et devient globuleux; en même temps, le point rouge s'altère rapidement et prend l'aspect d'une vésicule, dont la paroi seule est colorée.

Pour étudier d'une façon plus précise la structure de l'anthérozoïde, il faut recourir aux procédés de fixation et de coloration. Ici, comme toujours, nous avons employé, en comparant les résultats, plusieurs méthodes : les procédés d'ALTMANN et de REGAUD sont ceux qui réussissent le mieux. Sur des préparations obtenues par l'une de ces techniques, l'anthérozoïde apparaît comme formé d'un corps sphérique, ou plus souvent ovoïde, retenant avec une égale énergie la laque d'hématoxyline qui le colore en gris foncé, et la fuchsine qui le teint en rouge orangé, accolé à un bâtonnet rectiligne et légèrement fusiforme que l'hématoxyline colore en noir intense et la fuchsine en rouge vif. Le corps sphérique ou ovoïde a l'aspect d'une vésicule, limitée par une membrane plus chromophile, et contenant en son intérieur des grains irréguliers. C'est indubitablement le noyau de l'anthérozoïde, très semblable à celui de l'anthéridie développée; et si, par leur petite taille, l'absence de nucléole, ils se distinguent quelque peu des noyaux du jeune sac anthéridien, on peut observer, en étudiant l'évolution de cet organe, tous les types intermédiaires qui séparent ces deux aspects différents. Le bâtonnet rectiligne et légèrement fusiforme ne dépasse pas sensiblement en longueur le diamètre du noyau. Il n'est bien visible que sur les préparations obtenues par les techniques mitochondriales; par ses dimensions et par sa forme, il se rattache directement aux

plastés de l'antheridie ; il représente le point rouge. La méthode de REGAUD le met en évidence avec une particulière netteté. MEVES, qui a exclusivement employé le procédé d'ALTMANN, note que ce chromatophore réduit l'acide osmique ; il apparaît, dans les préparations, sur la masse orangée du noyau, comme un corps gris très pâle, à contour arrondi, bordé, d'un côté, par un liseré arqué, noir intense. Nous avons retrouvé ces aspects. MEVES les interprète en admettant que le point rouge forme une plaque recourbée en rigole, dont un des bords est appliqué contre le noyau, et l'autre dressé perpendiculairement vers l'observateur ; le bord adhérent au corps nucléaire est vu sous sa plus faible épaisseur : il paraît gris ; l'autre, dressé vers l'observateur, est vu par sa tranche, c'est à dire en profondeur : il a l'aspect d'une ligne noire. Cette interprétation de MEVES paraît vraiment bien compliquée. Nos observations expliquent beaucoup plus logiquement ces images. Les aspects du chromatophore dans la méthode d'ALTMANN sont en réalité inconstants ; cet organe a souvent l'apparence d'un bâtonnet très fuchsinophile qui paraît liseré de noir, et, encore plus souvent peut-être, celui d'un corps vésiculeux, grisâtre, et coiffé d'un croissant osmiophile. Nous avons dit plus haut que le pigment carotinién du point rouge est biréfringent ; il forme sur le plaste un cristal aciculaire ; le noircissement du chromatophore sous l'influence de l'acide osmique, qui ne saurait être contesté, ne peut être attribué qu'à l'aiguille de pigment (1), et comme le

1. Le fixateur d'ALTMANN renferme du bichromate de potassium qui oxyde très rapidement les pigments carotiniens. Or, d'après VERNE (1921), la cholestérine est un des produits de l'oxydation de la carotène et, avant lui, d'autres auteurs, KOHL et EWART, dans des études sur les Végétaux, HEIM et SCHULZE, dans des

plaste, lorsqu'il est lésé, se transforme en une vésicule, la baguette pigmentaire qui lui est adhérente se recourbe alors en arc (1); ainsi s'expliquent très naturellement, et conformément à l'étude vitale (voir plus haut), les aspects si fréquents du point rouge dans la méthode d'ALTMANN. MEVES ne paraît pas avoir saisi leur vraie signification et semble n'avoir pas vu que, sous la substance osmiophile qui représente le pigment, c'est à dire une ségrégation inerte, se cache un plaste élaborateur, colorable par la fuchsine, très altérable, et jouissant des propriétés générales des chondriosomes.

Nous avons dit que le diamètre du noyau égale sensiblement la longueur du plaste; or, comme ce dernier n'occupe guère plus d'un tiers de la longueur de l'anthérozoïde, cette simple considération nous donne à penser que le corps de l'anthérozoïde est loin d'être exclusivement constitué de substance nucléaire. D'ailleurs si l'on traite par l'éosine des anthérozoïdes colorés d'abord par l'hématoxyline, on met en évidence, autour de chaque noyau une auréole protoplasmique colorée en rose clair. Ces noyaux, de forme généralement ovoïde, sont cependant plus volumineux que ne l'a figuré GUIGNARD; par contre, ils répondent parfaitement à la description qu'en a donnée KYLIN. Quant au cytoplasme, il est assez abon-

recherches sur les Animaux, avaient émis avec plus ou moins d'assurance, l'idée que de la cholestérine pourrait dériver des pigments carotiniens. C'est peut-être dans une semblable transformation du cristal carotinique du point rouge, qu'il faut rechercher la raison de son noircissement, tel un lipoïde, sous l'influence de l'acide osmique.

1. GUILLIERMOND (1919) a observé des faits tout à fait analogues dans les pétales de *Clivia*, au cours de l'altération des chromoplastes; ceux-ci portent en effet un cristal de pigment carotinique et, lors de la désorganisation de la fleur, ils se transforment en grosses vésicules que recouvrent latéralement, en se recourbant, les cristaux colorés.

dant pour contenir le gros globule lipoïde que renferme tout anthérozoïde, ainsi que souvent quelques petits « grains de fucosane ». Dans le protoplasme, il existe aussi des mitochondries : ce sont de petites sphérules arrondies qui prennent, avec une égale intensité, l'hématoxiline et la fuchsine ; elles sont groupées, au nombre de quatre à huit au pourtour du noyau, et parfois assez étroitement pour donner l'impression, lorsqu'on colore par la fuchsine, qui détaille moins bien que l'hématoxiline, d'une masse unique. Ce sont ces aspects qui ont fait dire à MEVES qu'il existe dans l'anthérozoïde mûr un Nebenkern compact formé par la condensation des mitochondries préexistantes. Au contraire, le Nebenkern granuleux décrit par RETZIUS se rapprocherait assez, par son aspect, du groupement mitochondrial que nous avons observé.

L'anthérozoïde des Fucacées nous apparaît donc bien, conformément aux conclusions de GUIGNARD, précisées par KYLIN, comme une masse protoplasmique allongée avec un noyau oviforme (fig. 5). Sa structure n'a rien d'analogue à celle d'un spermatozoïde animal, comme l'ont soutenu RETZIUS et MEVES qui, d'ailleurs, sont des zoologistes ; mais, si l'on veut rechercher des organismes semblablement conformés, il suffit de considérer les gamètes et les zoospores des Phéosporées, dont ils ne constituent qu'un type assez modifié ; et l'on concevra qu'un algologue comme OLTMANNS ait trouvé très vraisemblable la description de GUIGNARD ; dans ces éléments reproducteurs, il est indubitable, en effet, qu'une grande partie de la cellule flagellée est de nature protoplasmique, puisqu'elle renferme, outre des inclusions inertes (corps gras, grains de fucosane, etc.), des phéoplastes souvent

en assez grand nombre. La structure de ces petits organismes est en rapport avec leur destinée : chargés essentiellement de la fonction reproductrice, ils n'en sont pas

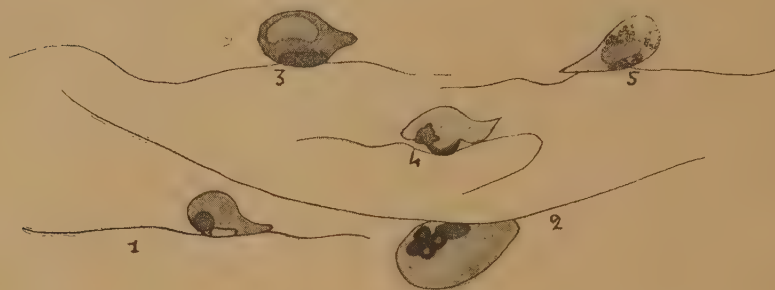


FIG. 5. — Dessin représentant les différentes conceptions sur la structure des anthérozoïdes de *Fucus*.

1. d'après GUIENARD : À côté du point rouge, remarquer le noyau, petit globule plus coloré.
2. d'après RERZIUS : À côté du point rouge, noter le Nebenkern formé de quatre sphérules accolées.
3. d'après KYLIN : Au sein de la masse cytoplasmique du gamète, le noyau est un corps incurvé assez volumineux.
4. d'après MEYER : Près du point rouge (ici en forme de croissant sombre), Nebenkern à contour irrégulier.
5. d'après notre conception : Le noyau, accolé au point rouge, est surmonté d'un groupe de mitochondries ; dans le cytoplasme, un globule oléagineux.

Voir en outre pp. 120 et 121.

moins appelés à mener une vie indépendante dans un milieu stérile ; ils gardent avec eux de quoi assurer leur subsistance. Les anthérozoïdes des *Fucus* sont plus étroitement adaptés à leur rôle de gamètes ; ils n'ont plus de phéoplastes mais ils n'en conservent pas moins, avec leur abondant protoplasme, leur globule lipoïde et leurs autres inclusions, l'architecture générale dont nous venons d'indiquer la valeur fonctionnelle.

En résumé, nos recherches sur l'évolution des plastes et le chondriome dans les Fucacées ont abouti aux résultats suivants :

Il existe dans le protoplasma de ces Algues, deux lignées distinctes d'organites évoluant parallèlement.

Les uns, de forme allongée, presque toujours chargés de pigment chlorophyllien, ont des dimensions variables selon leur degré d'activité, depuis des gros phéoplastes sphériques-ovoïdes des tissus assimilateurs jusqu'aux petits plastes fusiformes de la cellule apicale, et aux bâtonnets incolores de l'anthéridie en évolution.

Les autres ont des fonctions encore inconnues. Ce sont de très petits corpuscules granuleux, constants dans toutes les parties du thalle, et invariables d'aspect.

Ces grains ont exactement les réactions histochimiques et les caractères généraux des mitochondries. Lorsque les plastes sont inactifs (anthéridie) ou encore peu différenciés, ils présentent les mêmes caractères et des réactions identiques. Aussi, à certains stades (surtout dans l'anthéridie), ces deux catégories d'organites se confondent presque complètement. Seules de légères différences d'aspect permettent de distinguer les corpuscules mitochondriaux inactifs des éléments de la lignée des plastes.

Les cellules embryonnaires se transmettent directement de l'œuf à la cellule apicale et de celle-ci à l'œuf, selon un mécanisme très net et non remarqué avant nous.

Enfin l'anthérozoïde, loin d'être exclusivement composé de substance nucléaire, possède un protoplasme assez abondant ; celui-ci renferme un plaste chargé d'un cristal de pigment carotinien : le point rouge, des mitochondries, et plusieurs inclusions inertes (1).

1. Nous n'avons pas étudié la formation des flagelles, ni leur mode d'insertion sur le gamète. Mais nous avons observé les centrioles décrits par MEVES, et nous considérons comme très vraisemblable l'opinion de ce savant, selon laquelle les flagelles s'attacheraient sur ces centrioles.

§ 2. — Evolution des plastes et des chondriosomes
dans d'autres Phéophycées

(pl. V)

Nous avons surtout porté notre attention sur un type appartenant au groupe des Sphacélariacées : *Cladostephus spongiosus* Lightf.

C'est une Algue dont le thalle est formé d'une sorte de tige, portant, à des niveaux très rapprochés, des rameaux irrégulièrement verticillés. Au sommet est une cellule apicale extrêmement allongée et que l'on peut facilement observer sur le vivant en la dégageant avec précaution du pinceau touffu des verticilles qui l'entourent. On aperçoit, à son intérieur, des phéoplastes ovoïdes de petite taille, et des granulations brillantes. Le cytoplasme forme un réticulum de fins trabécules anastomosés, de telle sorte que, dès le premier abord, cette cellule apicale rappelle absolument, par sa structure interne, celle des Fucacées.

Les rameaux latéraux, très fins, sont accessibles, eux aussi à l'examen vital ; mais on n'y observe aucune particularité notable, en dehors du fait que les phéoplastes qu'ils renferment sont beaucoup plus volumineux que ceux de la cellule apicale.

Pour étudier avec détails la structure cellulaire des *Cladostephus*, les méthodes de fixation et de coloration sont indispensables. Nous avons coupé les extrémités des tiges à 5 millimètres environ du sommet, et nous les avons traitées par le formol à 40 p. 100 ou le liquide de REGAUD. Les objets ont été débités ensuite en coupes de 2 μ d'épaisseur, puis colorés à l'hématoxyline ferrique. On aperçoit, dès le premier abord, que la cellule apicale,

par ses divisions, donne lieu à deux tissus bien différents d'aspect. La tige est en effet formée de deux zones distinctes : une zone centrale axile, dont l'aspect, à un faible grossissement, rappelle celui d'un plérôme de Phanérogame ; les cellules y sont allongées, à protoplasme épais, et à vacuoles peu développées ; une zone périphérique, à cellules cubiques, à cytoplasme spumeux et peu abondant. Les cellules de cette région sont caractérisées, en outre, par ce que les phéoplastes qu'elles renferment sont de taille volumineuse ; ils ont évolué considérablement depuis la cellule apicale et sont adaptés à leur rôle assimilateur. Au contraire, dans les tissus centraux, les phéoplastes sont restés petits ; et, comme c'est le cas dans les parties axiles du thalle des Fucacées, ils sont très souvent en voie de division.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier la destinée des phéoplastes dans les organes reproducteurs. C'eût été, d'ailleurs, un travail inutile. Dans les nombreux mémoires de THURET, REINKE, KUCKUCK, SAUVAGEAU, pour ne citer que les principaux algologues, nous trouvons l'indication maintes fois répétée, et illustrée par de nombreux dessins, de la présence de phéoplastes bien constitués, dans les gamètes comme dans les zoospores.

Il existe donc, chez les Sphacélariacées comme chez les Fucacées, une permanence manifeste des plastes ; dans les deux groupes, ces organites se perpétuent par division en gardant toujours leur individualité ; mais, dans les Sphacélariacées cette individualité est encore mieux marquée que chez les Fucacées, puisque jamais, chez ces Phéosporées, les plastes ne perdent leur pigment comme ils le font dans l'anthéridie des *Fucus*.

A côté des phéoplastes, les cellules des *Cladostephus*

renferment des corps que la méthode de REGAUD met particulièrement bien en évidence, très sidérophiles, et que nous considérerons immédiatement, à cause de leurs caractères histochimiques, comme des chondriosomes. Ils existent dans toutes les cellules de ces Algues; mais on les observe avec la plus grante netteté dans le cytoplasma dense des cellules axiles, au voisinage du sommet (pl. V, fig. 4, 5 et 6). Ce sont surtout des filaments flexueux, moyennement allongés, et de calibre égal sur tout leur trajet, en un mot des chondriocotes typiques; de fines granulations sphériques, des mitochondries, leur sont mêlées en plus ou moins forte proportion. Tous ces éléments forment donc un chondriome très caractérisé et d'aspect banal, ressemblant absolument au système mitochondrial des cellules embryonnaires de beaucoup de Phanérogames, ou des cellules glandulaires les mieux connues de l'organisme animal.

Ainsi, chez les Sphacélariacées comme chez les Fuacées, il existe un chondriome bien développé, dont l'évolution se poursuit parallèlement à celle des phéoplastes, mais sans jamais se confondre avec elle. Toutefois, dans les *Cladostephus* les organites mitochondriaux sont un peu différents d'aspect, à cause de la présence des chondriocotes, de ceux des Fuacées où les éléments granuleux sont exclusivement représentés. Mais ce n'est là qu'une variante sans importance, étant donné que cette dissemblance d'ordre purement morphologique n'est accompagnée d'aucune distinction histochimique.

Ces faits concernant le chondriome des Sphacélariacées étaient jusqu'ici complètement inconnus. On peut se demander toutefois si les « microsomes » observés par ESCOFFIER, au cours de son étude sur la caryocinèse chez

Stypocaulon scoparium, Algue assez voisine des *Cladostephus*, dans le cytoplasme de la cellule apicale, n'étaient pas des chondriosomes. Ces fines granulations d'ESCOYEZ pourraient, en effet, représenter un chondriome exclusivement formé de mitochondries, comme chez les *Fucales*, ou un système mitochondrial à la fois filamenteux et granuleux comme chez *Cladostephus*, mais dont les éléments auraient été défigurés par le fixateur et transformés en granulations.

ARTICLE II

Les inclusions cytoplasmiques des Phéophycées

Lorsqu'on examine à un fort grossissement les cellules d'une Phéophycée on voit qu'elles renferment, en quantité presque toujours assez grande, des globules réfringents, de volume très inégal.

Ce sont ces globules qui ont si souvent attiré l'attention des algologues ; et nous avons exposé en détail, dans un chapitre précédent, les diverses conceptions que REINKE, BERTHOLD, KUCKUCK, et bien d'autres encore, ont émises sur leur nature. KYLIN (1912) a beaucoup précisé le problème en montrant que, dans la cellule des Algues brunes, il faut distinguer trois catégories d'inclusions : des globules présentant des réactions de composés phénoliques (phloroglucine), se colorant en rouge par la vanilline chlorhydrique, et auxquels il réserve, assez incorrectement d'ailleurs, le nom de fucosane (1) ; des gouttelettes osmio-réductrices de nature graisseuse ;

1. Nous rappelons en effet que ce terme « fucosane » a été imaginé par HANSTEEN pour désigner l'hydrate de carbone, dont il croyait formées toutes les inclusions réfringentes des Phéophycées.

d'autre part, chez un grand nombre d'autres Phéophycées, KYLIN distingue une troisième espèce d'inclusions : ce sont des corps piriformes, attachés aux chloroplastes par un pédicelle, et auxquels il attribue, après KUCKUCK, la signification de pyrénoides.

Nous avons entièrement vérifié ces distinctions de KYLIN.

Dissociions sur lame, dans une goutte d'eau de mer, après l'avoir délicatement isolé du thalle, un conceptacle de *Fucus*, puis examinons à un fort grossissement les poils hyalins qui, mêlés aux organes reproducteurs, remplissent cette cavité. Ce sont des files de cellules incolores. Le cytoplasme, peu abondant, y forme un revêtement pariétal et de minces cloisons transversales, étagées, limitant d'assez grandes vacuoles, grossièrement parallélipipédiques. Sur les travées du protoplasme, au bord même des vacuoles, et parfois à l'intérieur de celles-ci, on aperçoit des globules très réfringents, de tailles diverses, isolés ou réunis en groupes de quelques éléments. En traitant par l'acide osmique une semblable préparation, on reconnaît qu'un certain nombre des grains réduisent faiblement ce composé en se colorant en brun-jaune plus ou moins foncé; ces globules représentent les gouttelettes grasses (Fett) observées par KYLIN; mais il nous semble possible qu'il s'agisse là d'inclusions partiellement lipoïdes, comme semble le prouver la réduction peu intense de l'acide osmique (1). Tous les autres

1. LOISEL (1903) a montré que, par l'action de l'acide osmique (liquide de FLEMMING), les graisses neutres se colorent en noir franc, mais les graisses phosphorées (lécithines) en « gris jaune ». Cette teinte est précisément celle que prennent les inclusions osmiophiles des Fucacées. Déjà, chez les *Vaucheria*, nous avons noté que les globules lipo-gras produits par les plastes se colorent en jaune brun clair en réduisant l'acide osmique.

globules correspondent au « fucosane » dont ils présentent la réaction caractéristique; ils se colorent, en effet, en rouge par l'action d'une solution de vanilline dans l'acide chlorhydrique. Quant à la troisième catégorie d'inclusions, comprenant les pyrénoides de KUCKUCK et de KYLIN, il faut, pour l'observer, examiner d'autres Phéophycées. Chez les *Ectocarpus*, ces formations sont bien représentées; leurs éléments, appendus aux phéoplastes, ne prennent aucun des réactifs courants de la microchimie et ne retiennent pas les colorants vitaux. Après fixation au formol et au liquide de REGAUD, ils se teignent intensément par l'hématoxyline ferrique; les formations bien connues chez d'autres Algues sous le nom de pyrénouïde présentent ces mêmes caractères; malgré tout, leur assimilation avec ces globules des Phéophycées ne saurait être acceptée sans réserves. En effet, les pyrénoides typiques se multiplient par division et sont localisés au milieu du chromatophore, à des endroits souvent bien définis, sur l'axe de symétrie en particulier. Au contraire, les prétendus pyrénoides des Algues brunes sont de dimensions très variables et fort irrégulièrement disposés au pourtour des phéoplastes; les plus petits sont enchâssés dans la substance de ces organites, tandis que les gros n'y sont plus adhérents que par un mince pédicule. Nous ne les avons jamais observés en voie de se diviser; et ils se présentent bien plutôt avec l'aspect de produits d'élaboration qu'avec les particularités si spéciales qui caractérisent les vrais pyrénoides. Les deux formations sont donc apparemment bien distinctes et l'on ne saurait les assimiler l'une à l'autre sans étudier leurs caractères respectifs d'une façon beaucoup plus approfondie qu'on ne l'a fait jusqu'ici.

Dans ses mémoires sur les inclusions intracellulaires des Algues brunes, KYLIN est très bref sur les gouttelettes graisseuses comme sur les pyrénoides. Il s'étend par contre, fort longuement, sur les corpuscules de « fucosane » ; il cherche à préciser leur nature et, plus encore, la signification qu'il faut leur accorder.

L'attention que prête le savant suédois aux éléments colorables par la vanilline chlorhydrique est très compréhensible. Ils ont suscité tant de discussions, donné lieu à des hypothèses, comme celle de CRATO, qui, si elles étaient vérifiées, seraient fondamentales en cytologie, que, nous aussi, nous avons entrepris leur étude.

Nous rappellerons les idées émises sur leur nature, leur origine et leur signification. CRATO les considère comme des physodes, c'est à dire comme des organites fondamentaux de la cellule, constants chez tous les Végétaux, doués d'une certaine vitalité et capables de se déplacer, grâce à des mouvements amœboïdes, le long des trabécules protoplasmiques. Pour HANSTEEN, ce sont des grains hydrocarbonés qui apparaissent à la surface des chromatophores. LE TOUZÉ admet aussi que ce sont des grains, mais il pense qu'ils naissent par condensation autour de « plastes » spéciaux. Enfin, KYLIN en fait des vacuoles spécialisées pour contenir le fucosane ; et il admet comme HANSTEEN, que ces vésicules (Fukosanbläschen), sont produites par l'activité des chromatophores, sur lesquels elles apparaissent.

A. — Étude vitale des « Grains de Fucosane »

En observant un conceptacle dissocié, comme nous l'avons indiqué plus haut, mais monté cette fois dans

une solution de rouge neutre, de bleu de Nil, ou, mieux encore, de bleu de crésyl dans l'eau de mer, on voit qu'un grand nombre de globules réfringents, correspondant précisément au fucosane, ont fixé le colorant vital et sont teints en rouge ou en bleu intense. Beaucoup de ces corpuscules, les plus volumineux, sont localisés dans le protoplasma comme l'ont observé tous les auteurs ; mais les plus petits sont en liberté à l'intérieur des vacuoles, dans lesquelles ils se déplacent en tous sens avec rapidité (pl. V, fig. 1, 2 et 3). Cet aspect, que l'on n'a encore jamais décrit, est même le seul que présente le fucosane dans certaines cellules, où tous les grains sont de petite taille. Quant aux vacuoles elles-mêmes, nombreuses sont celles qui, sous l'influence des colorants bleus, prennent une teinte violette diffuse ; elles sont évidemment remplies d'un liquide qui retient la solution colorée en la faisant virer au violacé, virage qui est l'indice d'une réaction alcaline de ce suc (1). En prolongeant l'observation, on assiste à un assez curieux phénomène : les petits grains de fucosane, primitivement en liberté dans les vacuoles, se précipitent plus ou moins rapidement sur la paroi protoplasmique ; on peut suivre pas à pas cet intéressant processus : on voit un ou plusieurs des grains colorés se rapprocher de la paroi vacuolaire, en même temps que l'amplitude des mouvements diminue. Bientôt le granule, souvent plus ou moins ovoïde, se fixe à la masse cytoplasmique par une de ses extrémités, et, autour de ce

1. La teinte violette, métachromatique par conséquent, du suc vacuolaire, n'indique pas, en coloration vitale, la présence de métachromatine. C'est seulement l'indice de l'alcalinité de ce suc. La métachromatine, substance définie par plusieurs réactions microchimiques précises, n'existe d'ailleurs pas chez les Fucacées. ARTHUR MEYER n'a pu l'y déceler et, dans toutes nos tentatives, nous n'avons pas été plus heureux que lui.

point d'attache, il continue à osciller, toujours plus lentement, jusqu'au moment où il s'arrête tout à fait (pl. V, fig. 1, 2 et 3). Finalement, tous les petits globules de fucosane, ayant abandonné les vacuoles, se trouvent localisés dans le protoplasme.

Lorsqu'on examine, par les mêmes méthodes, d'autres éléments du thalle de *Fucus*, les cellules des hyphes, par exemple, on observe des images assez analogues. Le cytoplasme, d'aspect spumeux, limite des vacuoles polyédriques ; certaines, étroites et allongées, en forme de prisme, sont remplies d'un liquide se colorant en violet pâle avec le bleu de crésyl. Les trabécules protoplasmiques sont semées de gros globules, très réfringents, et qui retiennent la teinture vitale en devenant bleu pur. Ici, l'adhérence de ces « grains de fucosane » aux lamelles du cytoplasme est très générale ; ce sont toujours, d'ailleurs, des éléments de grande taille ; on en observe cependant parfois d'isolés au milieu de la vacuole où ils sont animés de mouvements de rotation assez lents.

Nous avons examiné, par les mêmes méthodes, les cellules de plusieurs autres Phéophycées, en particulier de divers *Ectocarpus*. Dans tous les cas, nous avons retrouvé des processus analogues et même identiques à ceux que nous venons de décrire chez les *Fucus*. Nous n'insisterons donc pas plus longuement. Mais il convient cependant de noter que, tandis que, chez les *Fucus*, les globules de « fucosane » sont presque toujours parfaitement sphériques ou ovoïdes, quelquefois piriformes, chez d'autres Algues brunes, les *Ectocarpus* par exemple, ils présentent des contours moins réguliers ; ici, en effet, ils ont souvent l'aspect de corps grossièrement globuleux, ou étirés en fuseau et pourvus de courtes apophyses plus

ou moins ténues. Ils ressemblent alors beaucoup mais avec une taille plus petite, aux précipités tannoïdiques que nous avons signalés chez les *Vaucheria*. Ces expansions et ces déformations, dues peut-être en partie à des tractions ou à des compressions intracytoplasmiques, sont l'indice d'une consistance plutôt visqueuse que solide des « grains de fucosane ». Cette idée est encore renforcée par divers faits : ainsi, lorsqu'on plasmolyse, au moyen d'une solution concentrée de NaCl, les poils stériles des conceptacles de *Fucus*, on observe une contraction marquée des globules de fucosane ; on peut donc conclure qu'ils sont formés d'une substance fortement hydratée. Quoi qu'il en soit, ce sont peut-être ces aspects irréguliers des « grains de fucosane », dus à leur consistance pâteuse, qui ont trompé CRATO en lui donnant l'impression de mouvements amœboïdes.

De cet exposé se dégagent les conclusions suivantes : les plus petits grains de « fucosane » ne naissent pas sur les chromatophores ; leur point de première apparition est au contraire, loin des phéoplastes, dans la vacuole cellulaire. En augmentant de taille, ces grains se déposent sur les parois, puis se fixent dans le cytoplasme. Nous en arrivons donc à les considérer comme des précipités vacuolaires. Et le liquide contenu dans de nombreuses vacuoles, qui fixe, avec une teinte violacée, les solutions de bleu de crésyl, nous paraît vraisemblablement être la substance mère aux dépens de laquelle se forment peu à peu ces précipités ; c'est en effet dans les cellules où les globules de « fucosane » sont bien développés, volumineux, et déjà très adhérents au protoplasme ; que le suc vacuolaire apparaît le plus souvent — il l'est même alors presque toujours — dépourvu d'affinités pour les colo-

rants vitaux; par contre, c'est dans les cellules où le « fucosane » est encore sous forme de petits grains très agités dans la vacuole que celle-ci renferme le plus fréquemment un liquide colorable par les teintures vitales. Ces remarques n'expriment pas une règle absolue; elles indiquent seulement que, dans un grand nombre de cas, il existe un rapport inverse (par là même bien suggestif), entre la quantité de fucosane présente dans une cellule, le volume de ses éléments d'une part, et, d'autre part, l'existence, dans la vacuole, d'un composé déterminé par la facilité avec laquelle il retient les colorants vitaux.

**B. — Étude des « Grains de Fucosane » après fixation
et coloration**

L'étude du « fucosane », sur coupes d'objets fixés confirme et précise ces premières conclusions. La méthode de REGAUD met en évidence, d'une façon parfaite les globules de « fucosane »; ils sont formés en effet, comme l'ont reconnu CRATO, puis surtout KYLIN, par un composé phénolique, et le bichromate les colore, comme tous les tannoïdes, avec des nuances très vives variant du jaune citron au jaune ocracé; ils se détachent ainsi très nettement, dans les préparations, des autres éléments de la cellule.

Étudions donc par ce procédé les objets que nous avons le mieux observés à l'état frais, c'est à dire envisageons l'aspect du « fucosane » dans les poils des conceptacles et dans les hyphes. Dans les poils stériles, les grains de « fucosane » sont très abondants; ils sont même plus nombreux qu'à l'état vivant. A l'intérieur d'une même cellule, ils présentent les dimensions les

plus variables; il y en a de très volumineux, dont le diamètre dépasse 5μ ; il y en a de plus petits oscillant autour de 2μ ; enfin, il y en a de minuscules, dont les dimensions atteignent à peine celles des mitochondries. Les mêmes cellules, observées sur le frais à l'aide d'une simple coloration vitale ne présentent pas tout à fait les mêmes caractères; les grains sont, nous l'avons déjà dit, moins nombreux, et leurs dimensions, tout en étant inégales, n'offrent pas de contrastes aussi prononcés. En un mot, l'examen vital et l'étude après fixation ne donnent pas des résultats absolument superposables. Et cependant, il s'agit, dans les deux cas, de formations identiques, bien caractérisées chimiquement. Ces différences ne peuvent être expliquées qu'en admettant une action perturbatrice du fixateur sur l'état physique du « fucosane »; et cette action est ici très claire, grâce à notre conception qui fait des grains de « fucosane » des précipités intravacuolaires : le liquide de REGAUD augmente l'abondance de ces dépôts et en détruit la régularité relative, parce qu'il achève avec brusquerie, brutalité même, la précipitation qui s'effectue lentement dans les conditions normales. Il paraît ainsi bien certain, comme nous l'avait déjà fait prévoir, d'ailleurs, l'étude vitale, que la substance du « fucosane » est souvent en partie à l'état liquide; parfois même, l'est-elle peut-être en totalité; on voit en effet ce corps dans certaines cellules (cellules épidermiques de *Fucus*, près de la crypte apicale; cellules axiles des rameaux verticillés de *Cladostephus*, etc.) sous forme de plages jaunes, d'aspect homogène ou très finement granuleux, ce qui indique une substance primitivement fluide.

D'autres observations confirment encore notre manière

de voir. Il faut noter d'abord que les grains de « fucosane » n'apparaissent jamais sur les phéoplastes; un tel phénomène, s'il existait, ne pourrait passer inaperçu, la méthode de REGAUD donnant, comme nous l'avons dit, des images excessivement nettes et contrastées du « fucosane » coloré en jaune et des phéoplastes très sidérophiles, et teints en noir. Par contre, il est difficile, chez les Fucacées (*Fucus*, *Pelvetia* ou *Ascophyllum*) de reconnaître, sur des coupes minces, les rapports des grains de « fucosane » avec le protoplasme, car celui-ci, formé de mailles très fines, est peu apparent. Mais, dans les cellules axiles de *Cladostephus*, le cytoplasme est très abondant et creusé seulement de vacuoles assez petites; la plupart de celles-ci sont occupées par un globule de « fucosane » parfaitement isolé en leur milieu, ou par quelques dépôts granuleux plus petits (pl. V, fig. 4, 5, 6).

Ces coupes longitudinales des extrémités de *Cladostephus* obtenues par la méthode de REGAUD, sont particulièrement curieuses. Nous avons noté plus haut les ressemblances, dues à la forme des cellules, au cytoplasme épais, au chondriome, que montre ici le tissu central avec le plérôme d'une plante vasculaire. Cette analogie est encore bien plus accusée si, comme nous l'avons fait, on compare de telles préparations avec des coupes, obtenues aussi par la méthode de REGAUD, d'organes (tiges ou racines) de Végétaux supérieurs riches en composés phénoliques; dans un cas, comme dans l'autre, on voit les vacuoles occupées par des précipités granuleux de teinte jaune.

Nous en arrivons donc à rapprocher les grains de « fucosane » des précipités vacuolaires des autres Végé-

taux. On sait, en effet, que les vacuoles d'un grand nombre de Phanérogames, de Ptéridophytes et d'Algues, renferment des composés qui, bien que très différents les uns des autres, ont des réactions communes (jaunissement par le bichromate de potassium; noircissement par le perchlorure de fer), tenant à la présence d'un ou plusieurs oxyhydriles phénoliques libres. Décrits depuis longtemps sous des noms divers (tannoïdes), leur étude chimique et physiologique a fait de grands progrès dans les dernières années; depuis les travaux de Miss WHELDALÉ, de WILSTÄTTER, de R. COMBES, on sait que beaucoup de ces substances, qui ne sont souvent autre chose que des composés flavoniques, peuvent jouer le rôle de chromogènes, et donner naissance aux pigments anthocyaniques. Nous n'insisterons pas sur ces données d'ordre biochimique, qu'il était cependant indispensable de rappeler; mais nous dirons qu'au point de vue histologique, ces composés phénoliques, colorés ou non, apparaissent toujours avec des aspects bien caractérisés; ils sont constamment, en effet, localisés dans les vacuoles, souvent à l'état dissous, souvent aussi, au moins partiellement, à l'état de dépôts globuleux (cyanoplastes d'anthocyane, tannoïdes des Conjugues et d'autres Algues vertes, par ex.). Les diverses manipulations requises par les techniques ont pour résultat la précipitation plus ou moins rapide de ces solutions; le liquide de REGAUD est particulièrement utile parce qu'il conserve les précipités, sous forme de grains inégalement volumineux, parfois très fins, bien visibles dans les coupes, à l'intérieur des vacuoles, grâce à leur teinte jaune. Le « fucosane », qui est un composé phénolique parfaitement caractérisé, se comporte de même; mais, à l'état normal, il est presque totalement

déposé, tandis que la plupart des autres tannoïdes, à l'exception de quelques-uns (cyanoplastes ; tannoïdes des Algues vertes), sont naturellement dissous (1). Il ne faut d'ailleurs tirer de ces faits que la notion d'une inégale stabilité des différents colloïdes vacuolaires : très instables dans les vacuoles à « fucosane », ils le sont moins dans la majorité des autres vacuoles phénoliques. Et nos observations démontrent donc bien que les grains de « fucosane » ne sont pas des formations spéciales aux Phéophycées ; ce ne sont ni des organites vivants, comme le voulait CRATO, ni des vacuoles spécialisées comme l'admet KYLIN. Ce sont simplement des formations très communes chez les Végétaux verts (2).

Nous pensons qu'en présence de ces conclusions, les termes de « grains de fucosane », « vésicules à fucosane », par lesquels on désigne aujourd'hui ces précipités vacuolaires des Phéophycées, ne sauraient subsister. Doublement impropres, puisqu'ils évoquent l'idée de formations spéciales aux Algues brunes, et d'une substance hydro-

1. Il existe encore des différences d'ordre chimique entre les précipités de fucosane et la plupart des dépôts phénoliques des autres Végétaux. Ceux-ci réduisent intensément l'acide osmique et se colorent en jaune ou en vert par le réactif de COURTONNE (solution d'acétate de plomb à 30 p. 100), tandis que les grains de fucosane sont liquéfiés par l'acide osmique qu'ils ne réduisent que très faiblement, et ne se colorent pas par la liqueur de COURTONNE. Inversement, les composés phénoliques ne donnent en général aucune réaction colorante avec la vanilline chlorhydrique, tandis que ce mélange teint en rouge vif le fucosane. Mais ces distinctions ne sont que secondaires ; elles indiquent seulement qu'à l'intérieur du grand groupe biochimique que constituent les composés phénoliques des Végétaux verts, le fucosane représente une espèce spéciale et peu répandue.

2. Rappelons ici que WAAGE, a conclu de ses recherches sur la phloroglucine des Végétaux, que ce phénol apparaît dans le suc cellulaire, jamais dans le protoplasma, ni sur les chloroplastes. Nos résultats sont donc absolument concordants.

carbonée, ils doivent, croyons-nous, être supprimés du vocabulaire, et nous renoncerons à leur emploi au cours des discussions ultérieures, pour adopter le nom plus simple et mieux approprié, de *précipités phénoliques des Phéophycées*.

CHAPITRE IV

LES CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DU CYTOPLASMA DES FLORIDÉES.

Plastes; Chondriosomes; Granules amylacés

Les cellules des Floridées renferment, comme on le sait depuis longtemps, des chromatophores dont la nuance varie du vert foncé au brun violacé et au rouge vif; ces teintes sont dues à un mélange, en proportions variables, de chlorophylle et d'un pigment rouge : la phycoérythrine; pour ce motif, SCHIMPER a donné à ces chromatophores le nom d'érythroplastes ou rhodoplastes. Nous avons dit, dans un autre chapitre, que l'évolution de ces organites était encore très mal connue. Les travaux de SCHMITZ et de SCHIMPER, les plus complets et les meilleurs qui aient été produits sur ce sujet, nous apprennent seulement que, pendant l'ontogenèse, les plastes varient considérablement en forme et en dimensions; mais ces deux savants ont d'autant moins pu préciser les modalités de ces variations, qu'ils n'ont jamais réussi à reconnaître exactement la destinée des plastes dans les organes reproducteurs. Au cours des dernières années, les cytologistes qui ont étudié l'histoire nucléaire des Algues rouges, ont parfois signalé, très accessoire-

ment d'ailleurs, l'absence de plastides dans le carpogone et les cellules voisines intéressées dans l'acte sexuel. Ces auteurs ayant utilisé des procédés impropres à la conservation fidèle du cytoplasme, on peut se demander si, dans les Floridées, les rhodoplastes naîtraient, comme les éléments similaires des Végétaux supérieurs, de la différenciation de chondriosomes, qui auraient été détruits par les techniques employées. Mais, sur l'existence éventuelle et les caractères du chondriome chez les Rhodophycées, nous ne savons rien. Une seule note de NICOLOSI-RONCATI mentionne l'existence, chez diverses Algues rouges, de formations assez problématiques, qui pourraient être comparées à des éléments mitochondriaux. Nous sommes donc ici sur un terrain absolument vierge, et le problème de l'origine des rhodoplastes est entièrement à résoudre.

Dans presque toutes les cellules des Algues rouges on trouve, à côté des chromatophores, des globules réfringents, de tailles très inégales, prenant sous l'action de l'iode, des teintes variant du brun acajou au rouge violacé. Nous avons précédemment exposé (voir chap. II) les discussions qu'ont suscitées la nature et l'origine de ces corps hydrocarbonés, et nous les résumerons plus loin. Mais tout n'a pas encore été dit sur cette question, et nous en avons repris l'étude sur des objets nouveaux et à l'aide de méthodes précises.

Nous diviserons ce chapitre en deux parties : dans la première, nous exposerons nos recherches sur l'évolution des rhodoplastes et les chondriosomes ; dans la seconde, nous aborderons l'étude des granules amylacés.

ARTICLE I

*Évolution des plastes et des chondriosomes
chez les Floridées*

Le groupe des Floridées est bien plus complexe, à beaucoup d'égards, que celui des Phéophycées; et, au point de vue du mécanisme des fonctions sexuelles, la différence est particulièrement grande. Dans les Algues brunes, les organes reproducteurs sont simples, facilement accessibles à l'observation, et l'on peut reconnaître sans difficultés que l'évolution des plastes n'y présente que de faibles variations; aussi nous a-t-il suffi, pour résoudre le problème que nous nous étions posé, d'étudier à fond le cas le plus complexe, le plus synthétique, celui des Fucacées. Chez les Algues rouges, il n'en est pas de même. Les cellules reproductrices, siège des phénomènes les plus mystérieux au point de vue qui nous intéresse, sont souvent d'un abord difficile; elles sont groupées selon des dispositifs compliqués et très variables. Aussi, pour obtenir des conclusions un peu étendues, est-il indispensable ici d'examiner au moins quelques types choisis dans des groupes très éloignés systématiquement.

Guidé par ces principes, nous avons étudié l'évolution des plastes chez des Némationales (*Lemanea*, et, accessoirement, *Batrachospermum*), des Cérámiales (*Delesseria*, et accessoirement *Antithamnion* et *Ceramium*), enfin des Rhodyméniales (*Gracilaria*; *Lomentaria*).

§ 1^{er}. — Evolution des plastes et des chondriosomes
dans les Lemaneacées

(pl. VI, VII, VIII, IX)

Nous avons étudié des espèces appartenant au genre *Lemanea* [et sous genre *Sacheria*] (1). Ce sont des Floridées d'eau douce. Leur ontogenèse, que nous ont fait connaître les beaux travaux de SIRODOT, puis d'ATKINSON, comparable à celle d'une Muscinée, est assez complexe et comprend plusieurs phases. En hiver ou au printemps, selon les espèces, on peut voir, sur le lit rocheux des torrents, de minuscules gazons colorés en vert sombre, parfois violacé. Au microscope, ces gazons se montrent composés de filaments dressés, ramifiés, formés eux-mêmes de cellules allongées avec des chromatophores volumineux. Les anciens botanistes avaient réuni ces formes, malgré leur manque constant d'organes sexuels, avec des Algues marines, de même aspect, mais bien pourvues de trichogynes, sous le nom générique de *Chantransia*. Or, par des observations patientes, SIRODOT a vu naître, sur ces filaments, les tubes toruleux caractéristiques, munis en abondance d'organes reproducteurs, connus depuis longtemps sous le nom de *Lemanea* (fig. 6). Les *Chantransia* des eaux douces ou *Pseudochantransia*, comme les appelle BRAND, ne sont donc pas des types autonomes ; ils représentent un simple stade de l'évolution d'une Algue rouge, et sont comparables au protonema d'une Muscinée, tandis que les appareils fructifères, si particu-

1. *Lemanea annulata* Kütz ; — *Lemanea nodosa* Kütz ; — *Lemanea torulosa* Sirdt ; — *Sacheria fucina* Sirdt (*Lemanea fucina* Bory) ; — *Sacheria rigida* Sirdt.

liers, des *Lemanea* ont leur équivalent dans la tige feuillée des Mousses, qui porte, elle aussi, les organes reproducteurs. Le protonema chantransiforme de nos



FIG. 6. — Appareils fructifères de *Lemanea nodosa* (d'après SIRODOT).

Floridées est lui-même assez complexe, comme l'a montré SIRODOT (fig. 7); il y faut distinguer : les filaments ramifiés, à grands chromatophores (c) et que nous venons déjà d'indiquer; s'insérant à leur base, des rhizoïdes incolores qui rampent sur le substratum (r), enfin mêlés à ces rhizoïdes; il existe des cellules ovales ou arrondies, peu colorées, et groupées en faible nombre, pour former de petites soles plates appliquées à la surface des pierres; ce sont les *cellules proembryoniformes* de SIRODOT (p); riches en réserves, leur assemblage

représente sans doute un organe pérennant, sorte de tubercule servant à perpétuer l'Algue à travers les saisons. Avec les rhizoïdes, ces cellules forment ce que nous appellerons le protonema rampant, « radicant », tandis que le type *Chantransia* représente un protonema dressé, adapté à la photosynthèse. Les appareils

fructifères qui naissent sur les thalles chantransiformes sont des tubes allongés, effilés, et dont la paroi comprend trois couches différentes de cellules. La cavité centrale est traversée dans toute sa longueur par un axe formé d'un (sous-genre *Sacheria*) ou plusieurs (sous-genre *Lemanea*), filaments incolores, réunis, dans ce dernier cas, en un cordon central. Les cellules sexuelles (carpogones) apparaissent dans l'épaisseur même de la

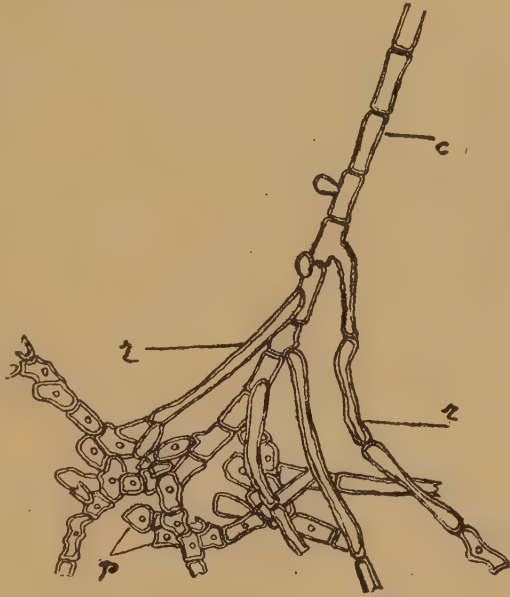


FIG. 7. — Base d'un protonema radicaire de *Lemanea* (d'après SIRODOT).

en *p* : région des cellules proembryoniformes ; *r* : rhizoïdes ;
c : cellule du type *Chantransia*.

paroi du tube, à la surface de laquelle émergent les trichogynes. Après fécondation, l'œuf bourgeonne un grand nombre de spores, les carpospores, dont l'ensemble est, superficiellement tout au moins, comparable au sporogone des Muscinées. Les spores, en germant, reproduisent le protonema précédemment décrit.

A. — L'Évolution des rhodoplastes étudiée sur le vivant

Pour prendre contact avec l'étude, évidemment complexe, de l'évolution des plastes chez ces Algues, nous

chercherons quelques premières indications en examinant des objets vivants. Nous détacherons des pierres ou des rocailles quelques touffes, encore incomplètement développées, de *Lemanea*. Nous y trouverons simultanément toutes les formes d'évolution de ces Floridées.

a) *Protonema*. — A la base est une sorte de petit disque feutré et pubescent, où semblent s'attacher les appareils fructifères (voir fig. 6) ; il est constitué par le protonema radicaux, dont les diverses parties, mêlées à une foule d'impuretés (Diatomées, Cyanophycées, Bactériacées), sont étroitement intriquées, et par les filaments chantransiformes, hauts de 2 ou 3 millimètres, qui apparaissent comme un fin duvet. Dissociations, dans une goutte d'eau, ces divers éléments, puis examinons les à un fort grossissement. Les cellules proembryoniformes ont une teinte verte marquée, et, parfois, on peut apercevoir, à leur intérieur, quelques chromatophores à contour mal distinct. Les rhizoïdes (fig. 7, r) sont des files de cellules allongées, absolument hyalines, mais limitées par une épaisse membrane, derrière laquelle on ne voit pas grand'chose ; on distingue cependant les noyaux, assez volumineux et pourvus d'un nucléole arrondi, ainsi que quelques granulations très imprécises et peu réfringentes. Enfin, les filaments du type *Chantransia* possèdent de grands chromatophores, intensément colorés et très accessibles à l'observation (pl. VI, fig. 10). Leur forme est excessivement capricieuse. Beaucoup sont des rubans, plus ou moins longs, de largeur variable, droits ou incurvés, à bords parallèles ou diversement incisés, ou encore variqueux. D'autres sont des plaques, disciformes, ovalaires, triangulaires, pourvues souvent de

grandes expansions leur donnant l'apparence de corps uni ou multilobés, souvent aussi munies de fines apophyses qui leur confèrent des allures très variées; l'aspect de spermatozoïde : tige longue et effilée, terminée par un ovale ou un disque, est particulièrement fréquent. D'autres chromatophores enfin résultent de combinaisons, au moyen d'anastomoses diversement établies, entre des types précédents. Tous ces plastes sont groupés sans ordre dans les couches périphériques du protoplasme ; ils y forment une sorte de vaste écran coloré, éminemment favorable à la photosynthèse. Assez serrés sur les deux tiers supérieurs de la cellule, où ils masquent les parties profondes, ils sont bien plus clairsemés et souvent absents sur le tiers inférieur ; il y a là comme une large fenêtre ouverte vers la profondeur de la cellule. Malheureusement, ici comme dans les rhizoïdes et les cellules proembryoniformes, il est impossible d'apercevoir, dans la masse cytoplasmique homogène, un seul élément figuré.

La distinction établie jusqu'ici entre les divers éléments du protonema n'est que très relative, car tous les intermédiaires existent entre les rhizoïdes, les cellules du proembryon et les rameaux chantransiformes. On rencontre en effet, dans ce protonema, des régions où les cellules semblent incolores, à un faible grossissement, mais qui, examinées au moyen d'objectifs puissants, apparaissent pourvues de chromatophores extrêmement allongés, quoique nettement pigmentés ; ils ont l'aspect de filaments allongés, portant sur quelques points de leur parcours, de petites varicosités de forme variable. D'autres cellules, moins colorées encore, ne montrent plus que quelques éléments filiformes et d'un vert très pâle ; elles

se rattachent immédiatement aux rhizoïdes. D'autres, au contraire, possèdent des chromatophores, encore peu développés, mais où les varicosités sont plus nombreuses, plus volumineuses et, par endroits, confluentes ; leur type nous ramène insensiblement à celui des éléments chantransiformes. Il existe donc entre les cellules des rhizoïdes et celles du type *Chantransia*, au point de vue du développement de l'appareil chlorophyllien, une série continue d'aspects : les chromatophores sont invisibles dans les rhizoïdes ; dans d'autres parties du protonema, ils sont filiformes et légèrement colorés ; dans d'autres, la teinte est plus accentuée, et quelques épaisissements se produisent sur le trajet du filament initial ; dans d'autres encore, ces varicosités, en s'accroissant, en confluant, forment des plaques de contour et de dimensions diverses ; dans d'autres enfin, les chromatophores, bien développés, ne gardent plus guère de l'aspect filamenteux du début que de délicates apophyses ou de fines anastomoses ; c'est le stade chantransiforme. Quant aux cellules du proembryon, elles ne diffèrent des précédentes que par leur forme ovale, presque isodiamétrique et représentent une spécialisation très peu accusée, en vue de fonctions sur lesquelles nous reviendrons, des éléments du protonema.

Dans son ensemble, la série morphologique que nous venons de décrire n'est d'ailleurs que l'expression de différenciations physiologiques au sein d'une formation essentiellement homogène. Ces adaptations sont du reste très irrégulièrement distribuées et uniquement conditionnées, dans chaque élément cellulaire, par la position actuelle qu'il occupe ; tandis que les parties périphériques du complexe filamenteux qu'est le protonema reçoivent

beaucoup de lumière et jouent un rôle assimilateur, les régions sous-jacentes, moins éclairées, ont aussi moins de chlorophylle, et se spécialisent, à des degrés divers, en organes adhésifs et accumulateurs de réserves.

Il faut noter en outre que tous les stades par lesquels passent les chromatophores, dans ce protonema, depuis la forme filamenteuse jusqu'à la forme de plaques irrégulières, rappellent beaucoup la série génétique que suivent, au cours de leur développement dans les méristèmes des organes verts, les chloroplastes des Végétaux supérieurs. Les chromatophores filamenteux des cellules à peine colorées du protonema ont absolument l'aspect des chondriocontes décrits à l'origine des chloroplastes et les changements d'aspect de ces chromatophores, lorsqu'on examine des cellules toujours plus pigmentées, reproduisent à quelques détails près, les modifications des chondriocontes lorsqu'on s'éloigne du point végétatif. Il serait donc fort intéressant de rechercher dans les rhizoïdes des *Lemanea*, où l'on n'observe pas trace d'éléments chlorophylliens, s'il n'y aurait pas là des leucoplastes filamenteux comparables en tous points à des chondriocontes. C'est une question à laquelle seule pourrait répondre une étude faite au moyen des procédés de fixation et de coloration.

Mais, avant d'aborder ce nouvel aspect de nos recherches, nous dirons encore ce que l'observation vitale peut nous apprendre sur l'évolution des chromatophores dans les appareils fructifères et les cellules sexuelles.

b) *Appareils fructifères*.—Lorsqu'on examine, dans une touffe encore jeune de *Lemanea*, les rameaux chantransiformes, on les trouve souvent porteurs de petits appareils

fructifères, parfois à peine ébauchés (fig. 7). Ils apparaissent en un point quelconque du *Pseudochantransia* (fig. 8), mais les cellules sur lesquelles ils s'insèrent sont toutefois



FIG. 8. — Rameau chantransiforme avec un très jeune appareil fructifère (d'après SIRODOT).

légèrement modifiées, par une sorte de fragmentation de leurs chromatophores qui, dépourvus d'apophyses, d'anastomoses ou de lobes, sont simplement discoïformes ou ovalaires. Les appareils fructifères sont, dès le début, de petites masses cellulaires allongées en fuseau (fig. 8). Leur croissance, très rapide, est due à l'activité d'une cellule apicale cylindrique plus ou moins surélevée, et dont le contenu n'est pas toujours facile à distinguer. Elle possède cependant une teinte verte accusée, et, par une observation attentive, on peut reconnaître qu'elle renferme un assez grand nombre de petits chromatophores arrondis ou ovoïdes (pl. VI, fig. 11). L'élément initial de l'appareil fructifère ne montre donc aucune différence essentielle, au point de vue qui

nous occupe, avec la cellule du filament chantransiforme qui lui a donné naissance. En augmentant de taille, l'appareil fructifère, d'abord plein, se creuse, devient tubuleux, puis prend peu à peu tous ses caractères (fig. 6). Nous n'insisterons pas sur ce développe-

ment, bien décrit par SIRODOT; mais nous examinerons en détail un organe fructifère d'âge moyen, à un stade où les cellules sexuelles, étant déjà bien formées, la fécondation n'a encore pas eu lieu. La paroi de ces appareils tubuleux est, comme on le sait, constituée par trois couches cellulaires; elle est formée de tissus compacts et, sur le vivant, l'observation cytologique y est assez délicate. Toutefois, en variant les procédés, et spécialement en pratiquant dans ces organes des coupes transversales minces, au moyen d'un microtome à moëlle de sureau, on obtient de bons résultats. La couche cellulaire la plus externe, la « corticale » (SIRODOT) [fig. 9] est formée de petits éléments à contour polygonal très colorés en vert sombre dans les régions moyennes et supérieures de l'appareil. Dans les parties inférieures, ces cellules deviennent progressivement incolores et leur contenu s'aperçoit plus facilement; on voit alors qu'elles renferment des filaments assez minces, peu allongés, parfois ramifiés, finement variqueux et d'une réfringence assez accusée. En remontant vers les parties vertes, on observe que ces filaments, qui ne sont autre chose que des leucoplastes, s'épaississent et se chargent de pigment; leur teinte devenant toujours plus foncée et leurs dimensions plus grandes, ils apparaissent moins distincts; mais, guidé par leurs formes initiales, l'observateur attentif peut cependant deviner leur contour et reconnaître qu'ils ont la forme de rubans épais et anastomosés. Pour la seconde fois, nous saisissons dans les diverses formes que revêtent les plastes chez les *Lemanea*, une suite régulière et continue d'aspects qui ne sont pas sans rappeler ceux que prennent les chloroplastes des Végétaux supérieurs, dans leur évolution à partir des chondriocotes. Mais ici, comme dans

le protonema, les différences existant entre les parties vertes et les parties incolores sont uniquement conditionnées par la situation actuelle de ces régions ; les chromatophores verts ne dérivent pas des leucoplastes, et la série morphologique que nous venons de signaler, loin d'être une série génétique, comme celle qui relie les chondriocotes aux chloroplastes chez les Végétaux supérieurs, ne manifeste que l'étiollement des cellules dans les parties inférieures mal éclairées, des touffes fructifères. Les gros chromatophores des régions pigmentées proviennent en réalité de l'évolution des petits plastes arrondis, ovoïdes de la cellule apicale. Et c'est ainsi que, d'une extrémité à l'autre de l'appareil fructifère, on observe la sériation suivante des aspects des chromato-

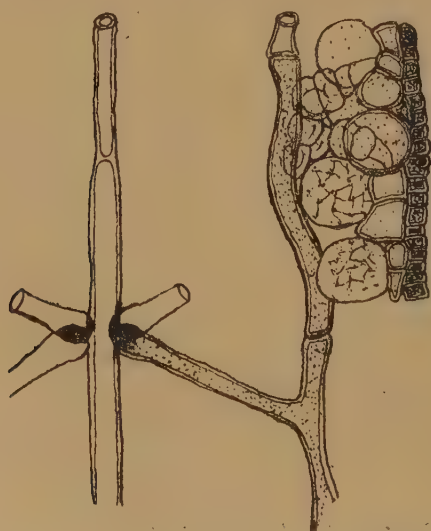


FIG. 9. — Fragment d'une coupe longitudinale dans un appareil fructifère de *Sacheria* (d'après SIRODOR).

phores dans la couche corticale : dans l'élément initial, petits plastes arrondis, ovoïdes ; ils augmentent de volume dans les parties plus âgées et forment des rubans gros et courts, anastomosés et de teinte sombre ; dans les régions encore plus vieilles, à la base même des touffes, ces chromatophores s'étiolent, s'amincissent et deviennent filamenteux.

La couche qui constitue la partie moyenne de l'appareil fructifère est analogue à la précédente (fig. 9). La couche

interne, ou « médullaire » offre, par contre, plusieurs particularités (fig. 9). Les cellules qui la constituent sont très volumineuses et grossièrement arrondies ou ovoïdes, de sorte qu'elles laissent, entre elles et les cellules de la couche moyenne, de nombreux méats. Elles paraissent incolores ; mais une observation attentive permet de reconnaître qu'elles renferment des plastes, en forme de rubans assez minces, de largeur inégale et de longueur variable ; ils sont à peine ou même pas pigmentés, et ce verdissement paraît en rapport avec la position profonde des cellules qui les contiennent.

Ces trois couches réalisent une sorte d'étui creux, mais dont la cavité renferme tout un système, très compliqué, d'éléments cellulaires. Nous n'avons pas la prétention de décrire en détail l'anatomie de cette région ; SIRODOT l'a fait avec toute la précision désirable ; nous nous bornons à indiquer brièvement les dispositifs dont la connaissance est indispensable pour suivre la marche de notre investigation. L'axe de la cavité interne est occupé, dans les cas les plus simples (sous-genre *Sacheria*), par une file unique de cellules très allongées et parfaitement hyalines (voir fig. 9) ; leur contenu paraît le plus souvent dépourvu de corps figurés ; mais, dans quelques cas, on y distingue cependant des chromatophores filamenteux et pâles. Dans le sous-genre *Lemanea* proprement dit, cet axe cellulaire unique est recouvert par un complexe de filaments contournés en spirale, plus fins, mais eux aussi incolores. Cet appareil central porte, à intervalles réguliers, quatre longues cellules disposées en croix et qui se dirigent, perpendiculairement à l'axe, vers la paroi ; ce sont de vraies cellules étoilées car, en arrivant sur la couche médullaire, elles se bifurquent en

deux branches, l'une ascendante et l'autre descendante (voir fig. 9). Celles-ci se réunissent directement par leurs extrémités ou par l'intermédiaire de cellules plus ou moins allongées, et appliquées, elles aussi, à la face interne de la paroi. Elles forment ainsi quatre files d'éléments (plus, en réalité, par suite de bifurcations), qui rampent contre la couche médullaire et correspondent aux quatre bras de la croix : ce sont les *tubes latéraux*. La branche transversale des cellules étoilées renferme un cytoplasme homogène, très souvent incolore, mais souvent aussi pourvu de chromatophores rubanés et bien colorés. Les tubes latéraux ont exactement le même aspect.

c) *Cellules carpogoniales et carpospores*. — Les cellules sexuelles sont enfouies dans la paroi du tube fructifère ; elles sont bien visibles sur le frais dans les coupes minces de cet organe pratiquées à l'aide du microtome à moëlle de sureau. Le carpogone, avec son trichogyne saillant à l'extérieur est porté par un ramuscule spécial que nous appellerons le rameau carpogonial ; il est formé d'une file de trois ou quatre cellules aplaties, prenant insertion sur un tube latéral (voir fig. 9 : deux rameaux carpogoniaux prenant insertion sur le tube latéral et enfouies dans les cellules de la paroi au milieu desquelles on les distingue très nettement par transparence). Le trichogyne est hyalin ; et l'on n'aperçoit, dans son cytoplasme homogène, aucun corpuscule figuré. Par contre, le carpogone, comme les éléments qui le supportent, renferment des plastes bien colorés, en forme de rubans irréguliers (pl. VIII, fig. 1) ; et, par leur contenu, les cellules de ce rameau carpogonial rappellent beaucoup celles du tube latéral où elles s'insèrent. En un mot, le

ramuscule reproducteur ne diffère des autres parties, purement végétatives, de l'appareil fructifère, que par sa forme spéciale ; au point de vue de la structure intime de ses constituants, il présente un type banal, dépourvu de toute particularité.

Examinons maintenant une fructification plus âgée de *Lemanea*, toujours par le procédé des coupes minces. La fécondation s'est produite et les rameaux carpogoniaux sont enveloppés de tout un amas de filaments, bourgeonnés par la cellule-œuf, les gonimoblastes, ou encore filaments sporogènes (fig. 10), parce que ce sont eux qui formeront ultérieurement les spores ou carpospores, point de départ des nouveaux individus. L'aspect des gonimoblastes est assez différent dans les genres *Sacheria* et *Lemanea*. Chez *Sacheria*, ce sont des filaments ramifiés, assez longs, et dont toutes



FIG. 10. — Rameau carpogonial de *Lemanea*, entouré des filaments sporogènes émis par la cellule femelle. Le trichogyne hyalin fait saillie à l'extérieur (d'après SIRODOT).

les cellules, elles-mêmes fort allongées, d'une transparence parfaite, contiennent un noyau net, mais ne renferment certainement pas d'éléments colorés. Chez *Lemanea*, les gonimoblastes constituent des touffes plus serrées de filaments plus courts ; les cellules qui les composent sont aussi plus trapues et de forme cubique ou tronconique ; au voisinage immédiat du rameau carpogonial, elles apparaissent absolument incolores ; mais, à une faible distance de celui-ci, on peut distinguer, à leur intérieur, quelques petits corpuscules colorés en vert pâle ; dans toutes, le noyau est bien visible. Quoi qu'il en soit, dans

les deux cas, les filaments sporogènes sont, sans aucun doute possible, dépourvus à leur origine d'éléments pigmentés : il est évident qu'entre le carpogone mûr, mais non fécondé, pourvu de chromatophores différenciés, et les gonimoplastes, simples diverticules de sa propre substance, qui n'acquièrent de chlorophylle que peu à peu, des phénomènes très remarquables doivent prendre place. L'observation vitale est impuissante à nous renseigner ici, et nous allons recourir aux méthodes de fixation et de coloration. Mais auparavant nous tenons à décrire, en quelques mots, l'aspect des carpospores observées sur le frais ; ces carpospores dérivent des cellules des gonimoblastes par simple transformation : celles-ci s'arrondissent en effet, deviennent ovoïdes et ne sont plus réunies que par leurs extrémités ; elles constituent alors des sortes de bouquets très fragiles, dont les éléments seront facilement libérés. Les carpospores présentent en leur centre un noyau arrondi très net ; leur cytoplasme est granuleux et fortement teinté de vert ; mais il est souvent difficile d'apercevoir les supports figurés du pigment et parfois même (*Lemanea*), la chlorophylle, qui est particulièrement abondante autour du noyau, semble à l'état diffus. Ici encore, l'observation vitale est en défaut et les méthodes spéciales de la cytologie sont indispensables.

**B. — L'évolution des Rhodoplastes après fixation
par les méthodes mitochondriales**

Au cours de notre examen vital, nous avons déjà montré, au moins à deux reprises, l'impuissance où nous étions d'observer par ces procédés élémentaires, certains

des phénomènes les plus énigmatiques de l'évolution des plastes chez les Lémanéacées. Au cours de la différenciation des rhizoïdes, comme dans l'œuf, après la fécondation, nous avons noté une disparition complète des rhodoplastes, donnant aux cellules où a lieu ce phénomène un aspect hyalin, transparent, caractéristique ; à d'autres stades, les chromatophores reparaissent. Que se passe-t-il alors ? Et des éléments comparables aux chondriosomes ne joueraient-ils pas un rôle dans ce processus, comme pourrait nous le suggérer l'analogie de forme qui existe entre beaucoup de plastes peu colorés et les chondriocotes ? Pour résoudre ces divers problèmes, nous avons fixé des touffes de *Lemanea* et de *Sacheria*, aux différentes phases de leur développement, par les liquides de REGAUD, de MEVES, de LENHOSSÈK et de BOUIN ; les objets, débités en coupes minces, ont été colorés par l'hématoxyline ferrique ou par le violet cristal (BENDA) ; c'est la méthode de REGAUD qui, malgré quelques inconstances, donne les meilleurs résultats. C'est un procédé fidèle, qui conserve les rhodoplastes exactement dans les attitudes qu'ils possèdent sur le vivant ; nous ne reviendrons donc pas sur la description de ces organites. Mais nous reprendrons, à l'aide de ces moyens d'investigation plus précis, l'étude des différentes phases de la vie des Lémanéacées et nous essaierons de résoudre les divers problèmes rencontrés au cours de nos observations vitales.

a) *Protonema*. — En sectionnant à l'épaisseur de $2\ \mu$ le petit empâtement feutré (bien net dans la fig. 6) que l'on voit à la base de toutes les touffes de *Lemanea* ou de *Sacheria* et qui les fixe au substratum, on trouve, dans les coupes, tous les éléments du protonema ; il suffit de les

rechercher au milieu des innombrables colonies de Diatomées, d'Algues bleues et de Bactéries, dans lesquelles ils végètent. Les cellules du proembryon (pl. VI, fig. 5 et 6) sont facilement reconnaissables grâce à leur forme ovale ou arrondie; elles contiennent, vers le centre, un noyau pourvu d'un nucléole bien net; le cytoplasme est épais et renferme de nombreux chromatophores de forme très variable; ils ont l'aspect de gros bâtonnets, de fuseaux, d'haltères ou de besaces, dont les renflements, le plus souvent pleins, sont parfois vésiculeux; bref, ils sont extrêmement polymorphes. Mêlés à eux, on rencontre quelques bâtonnets grêles, rectilignes ou légèrement sinueux. Dans le voisinage des cellules du proembryon, on trouve très souvent des rhizoïdes; ils sont sectionnés suivant des inclinaisons très variables et se présentent avec des longueurs diverses, on en découvre ainsi qui ont été coupés presque parallèlement à leur axe et dont le contenu est d'une grande netteté (pl. VI, fig. 7 et 8). Les noyaux sont assez volumineux, nucléolés. Le cytoplasme contient une quantité variable de filaments colorés en noir, très minces, de longueur inégale, flexueux, et munis parfois, à leur extrémité, d'une petite vésicule; cet aspect, très particulier, frappe aussitôt l'observateur: il évoque un mycélium de Champignon, avec ses chondriocotes, tel que nous le représentent certains dessins de GUILLIERMOND. Si l'on rapproche cette physionomie spéciale des rhizoïdes de ce fait que, sur le vivant, ils sont complètement incolores, on n'hésitera pas à conclure qu'un très grand nombre tout au moins, de ces filaments sidérophiles correspondent aux leucoplastes dont nous avons supposé l'existence à la suite de nos observations vitales. Dans la série morphologique

que nous avons établie entre les aspects des chromatophores dans les différentes régions du protonema, ils se placent avant les rhodoplastes filiformes et faiblement colorés indiqués plus haut. D'ailleurs, on retrouve dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD, tous les termes de cette série, tels qu'on les observe sur le frais (pl. VI, fig. 9 par exemple). On ne peut noter ici qu'une particularité nouvelle : il subsiste toujours, même dans les éléments où les chromatophores sont les plus différenciés, dans les cellules du thalle chantransiforme, par exemple, de petits bâtonnets plus ou moins flexueux, comme ceux déjà signalés dans les cellules du proembryon, et qui, dans les rhizoïdes, se confondaient sans doute avec les leucoplastes filamenteux les plus courts.

b) *Appareil fructifère.* — Dans l'appareil fructifère, les méthodes de fixation et de coloration ne nous apprennent rien de nouveau concernant les aspects des rhodoplastes dans les cellules végétatives. Cependant, dans les cellules axiles, qui apparaissent, sur le frais, assez souvent incolores, on peut mettre en évidence des formations filamenteuses assez analogues à celles des rhizoïdes, mais dont la plupart des éléments sont cependant plus épais (pl. VI, fig. 1) ; ce sont des plastes momentanément inactifs, mais ayant éprouvé déjà un début de différenciation, et qui n'auront à subir, pour élaborer, que d'insignifiantes modifications ; et de fait, nous avons déjà dit que, souvent, ils présentent sur le vivant une teinte verte très pâle. A côté de ces filaments relativement épais, on trouve des grains et des bâtonnets, parfois assez allongés et même un peu

flexueux, mais d'une extrême minceur. Ces éléments, déjà observés dans les différentes parties du protonema, se retrouvent, avec des modifications de détail, dans toutes les cellules de l'appareil fructifère; dans la couche médullaire (pl. VI, fig. 2), ils sont localisés à la partie périphérique, dans la zone périnucléaire, ainsi que sur les fins trabécules qui relient ces régions de cytoplasme dense, à travers la grande vacuole centrale. Ils sont aussi fort nets dans les cellules étoilées qui rattachent l'axe de l'organe à la paroi et qui constituent les tubes latéraux (pl. VI, fig. 3 et 12). Ils ont, dans toutes ces régions, suivant les espèces, l'aspect de courts filaments rectilignes d'une très grande ténuité (*Sacheria*; pl. VI, fig. 1, 2, 3, 4) ou de grains arrondis ou fusiformes, souvent de bâtonnets trapus (*Lemanea*, pl. VI, fig. 12).

Il convient aussi d'insister sur les aspects fort curieux que présentent les rhodoplastes dans les vieux appareils fructifères qui vont entrer en dégénérescence. Ces phénomènes sont particulièrement nets dans les cellules médullaires (pl. VII); nous avons dit que ces cellules renferment des plastes faiblement pigmentés, en forme de rubans de largeur inégale et parfois ramifiés. Dès après la fécondation, pendant le développement des gonimoblastes, ces chromatophores subissent des modifications très remarquables, visibles sur le vivant, mais dont on ne saisit vraiment toute l'étendue que dans les préparations obtenues par la méthode de REGAUD. Ils s'amincissent sur presque tout leur trajet à un degré tel qu'ils se transforment en filaments excessivement ténus (pl. VII, fig. 1, 2, 3, 4); sur certains points, vers leur extrémité notamment, ils gardent souvent, sur une très

faible longueur, leur épaisseur primitive, de telle sorte que les chromatophores ont alors l'aspect de longs fils très minces, très flexueux, et terminés par une dilatation, par une « tête », arrondie ou ovale, qui leur donne l'aspect de spermatozoïdes. Pour expliquer un amincissement aussi considérable, il faudrait peut-être faire intervenir, à côté d'une perte de substance indéniable, de la part du chromatophore primitif, une fragmentation longitudinale de celui-ci en éléments plus ténus. Les filaments sont en effet plus nombreux que ne l'étaient les plastes dont ils proviennent; et cette explication permettrait de comprendre des aspects comme ceux que présentent nos dessins, où l'on voit trois ou quatre filaments flexueux, très étroitement rapprochés, séparés seulement par un intervalle extrêmement ténu, cheminer sur des distances parfois assez longues, sans diverger de leur trajet commun. Il faudrait peut-être voir là les restes d'un ancien chromatophore rubané, scindé longitudinalement. Mais la réserve s'impose, car ce phénomène de scission longitudinale d'un chromatophore serait quelque chose de très exceptionnel, aucun cas semblable n'ayant encore jamais été signalé. En tous cas, des fragmentations transversales interviennent activement et l'on voit des filaments, isolés ou unis en faisceaux d'éléments parallèles, interrompus sur un ou plusieurs points de leur trajet par une ligne de rupture très nette; dans le cas des faisceaux, cette scissure, perpendiculaire aux fentes longitudinales, intéresse toujours, en un même point, l'ensemble du groupement (pl. VII, fig. 2 et 3). Toutes ces fragmentations conjuguées, jointes à la perte de substance que subissent les chromatophores, aboutissent à une régression rapide de ces éléments,

dont ne subsistent plus, dans les organes fructifères très vieux, que quelques résidus peu sidérophiles.

c) *Cellules carpogoniales*. — Il nous reste maintenant à rechercher quels sont les phénomènes qui se déroulent dans le carpogone après la fécondation et qui aboutissent à la formation par cet organe, primitivement pourvu de volumineux chromatophores, de gonimoblastes incolores. Il faudra préciser ensuite les détails de l'apparition du pigment chlorophyllien dans les filaments sporogènes ; c'est un problème important, qui n'est autre que celui de l'origine première des rhodoplastes puisque les carposporès, terme de l'évolution des gonimoblastes, sont le point de départ des individus nouveaux. Cette dernière partie de notre étude est donc en réalité la plus importante, et la plus décisive au point de vue de nos conclusions générales.

En pratiquant des coupes longitudinales dans des appareils fructifères, un peu avant leur complet développement, on observe, dans leur paroi, de nombreux rameaux carpogoniaux ; il faut toutefois, pour les découvrir, les rechercher assez attentivement, car ils ressortent mal des cellules qui les entourent ; comme elles, leurs éléments renferment, en effet, de volumineux plastes rubanés, intensément sidérophiles (pl. VIII, fig. 2). Cet aspect se superpose exactement à celui que nous avons observé sur le vivant (pl. VIII, fig. 1) et nous n'insistons pas.

Dans des coupes d'organes fructifères un peu plus âgés, cueillis pendant la période de fécondation, les rameaux carpogoniaux se distinguent au contraire avec une grande facilité, même au moyen de systèmes optiques

très faibles. A ces petits grossissements, ils se détachent, au milieu des autres cellules de la paroi, auxquelles leurs chromatophores confèrent une coloration noire intense, par une teinte gris pâle caractéristique. A l'aide d'objectifs plus puissants, on reconnaît alors que l'aspect du cytoplasme, dans les trois ou quatre cellules constituant le rameau carpogonial, à l'exception de l'élément basal, qui garde sa structure, a subi les changements les plus considérables depuis le stade précédemment décrit. Toutes ces cellules présentent maintenant un protoplasme assez épais, centré par un volumineux noyau, ne renfermant plus de chromatophores, mais, à leur place, une grande quantité de grains et de courts bâtonnets sidérophiles, disséminés sans ordre (pl. VIII, fig. 5, 6 et 7). Nous nous trouvons donc en présence d'un processus très complexe : dans les instants qui accompagnent la fécondation, le carpogone éprouve de très grands changements dans l'aspect de son cytoplasme d'où disparaissent les chromatophores, et ces modifications se répercutent dans les cellules qui lui sont le plus directement rattachées, dans les éléments du rameau carpogonial.

D'où provient cet ensemble de grains et de bâtonnets, caractéristique des cellules du rameau carpogonial à l'époque de la fécondation ? En examinant attentivement les préparations, on observe de ces rameaux qui n'ont plus l'allure banale qu'ils présentaient au début, mais qui n'ont pas encore l'aspect particulier que nous venons de décrire. Leurs cellules renferment en effet des filaments sidérophiles qui rappellent, en plus courts, ceux des rhizoïdes (pl. VIII, fig. 3 et 4); ou bien, sur l'emplacement qu'occupaient les chromatophores, on aperçoit groupés, serrés les uns contre les autres, des grains et

des bâtonnets très semblables à ceux qui sont disséminés dans le protoplasme des éléments plus développés. Nous en arrivons donc à considérer que ces curieux changements d'aspect des cellules carpogoniales, au moment de la fécondation, sont dus à l'amincissement progressif des chromatophores, selon un mécanisme très analogue à celui que nous avons décrit dans les cellules médullaires des appareils fructifères en voie de dégénérescence, puis à leur fragmentation. Cette régression des rhodoplastes aboutit finalement à cet ensemble d'éléments granuleux et filamenteux que nous avons pu mettre en évidence, et qui rappelle tout à fait, par son aspect, un chondriome indifférencié, tel qu'on l'observe généralement dans les cellules embryonnaires des Végétaux supérieurs.

Nous connaissons maintenant l'état où se trouvent les plastes dans l'œuf, point de départ d'une génération nouvelle : ce sont de petits grains et de courts bâtonnets absolument dépourvus de toute activité élaboratrice. Il nous reste maintenant à rechercher comment vont se former, dans les individus qui sortiront de cet œuf, les chromatophores, souvent si volumineux et si compliqués, qu'ils possèdent une fois développés ; ce n'est autre chose que l'étude cytologique des filaments sporogènes.

d) *Sporogenèse*. — Deux mots d'abord sur la genèse de ces gonimoblastes : ils ne paraissent pas, chez les Lemanéacées, être exclusivement produits par bourgeonnement de la cellule carpogoniale ; ils semblent bien plutôt s'accroître à partir de leur extrémité libre où se trouve toujours un petit élément triangulaire, dont le noyau est souvent en caryocinèse. L'allongement des gonimoblastes paraît donc ici surtout d'origine apicale.

Quoi qu'il en soit, la première ébauche des filaments sporogènes n'est originellement qu'un simple diverticule émis par une cellule carpogoniale qui possède, dans son cytoplasme, un assemblage de grains et de bâtonnets provenant de la régression de chromatophore antérieurement très caractérisés. Les cellules sporogènes encore indifférenciées présentent donc exactement le même aspect; mais, très rapidement, elles deviennent le siège d'importantes modifications. Les phénomènes que nous allons décrire sont un peu différents selon qu'on examine le sous-genre *Lemanea* et le sous-genre *Sacheria*.

Dans le sous-genre *Lemanea* (pl. IX, fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6), les bâtonnets s'allongent très sensiblement, encore que dans des proportions assez limitées; les grains, eux aussi, subissent presque tous un étirement marqué; et, à une distance encore très petite du sommet, les cellules des gonimoblastes renferment dans leur cytoplasme, tout un ensemble de filaments peu allongés, mais assez flexueux, de bâtonnets et de grains, dont l'assemblage rappelle absolument le chondriome des méristèmes de beaucoup de Végétaux supérieurs (pl. IX, fig. 1 et 2). A une phase encore plus avancée, on voit apparaître, sur le trajet de ces filaments, ou à une de leurs extrémités, de petits renflements qui leur donnent un aspect variqueux (pl. IX, fig. 3). Ces renflements augmentent de volume (pl. IX, fig. 4), tandis que, peu à peu, les cellules des gonimoblastes se transforment elles-mêmes en carpospores. C'est dans ces spores, que nous trouverons l'aboutissement du processus dont nous venons d'esquisser les premiers stades: ici, en effet, les filaments flexueux ont disparu, et les nodosités formées sur leur trajet, sont isolées sous forme de granulations intensément sidérophiles, de

dimensions variables, mais toujours assez grosses, et, groupées autour du noyau (pl. IX, fig. 5 et 6). Si maintenant l'on compare ces aspects à ceux que présentent les gonimoblastes observés vitalement, on reconnaît que l'apparition des nodosités sur les filaments, dans les cellules sporogènes, correspond au verdissement de celles-ci; et ces varicosités sont donc la première ébauche des rhodoplastes, qui achèvent de se spécialiser, dans les stades ultérieurs, en élaborant une quantité toujours plus grande de pigment.

Dans le sous-genre *Sacheria* (pl. IX, fig. 7 à 21), les grains et les bâtonnets transmis par la cellule carpogoniale subissent, comme dans le cas précédent, un étirement général, mais cet allongement est beaucoup plus prononcé que chez les *Lemanea*, de sorte que les cellules de gonimoblastes renferment, dans leur cytoplasme, de longs éléments filiformes, minces, extrêmement flexueux, enchevêtrés les uns dans les autres, et se colorant intensément par l'hématoxyline ferrique. Dans toute l'étendue des filaments sporogènes de ces Algues, qui sont, nous l'avons dit, très développés, on retrouve cet aspect (pl. IX, fig. 7 à 14). Au moment de la transformation en carpospores des cellules des gonimoblastes, on voit les pelotons filamenteux que renferme leur cytoplasme se modifier progressivement; tous ces filaments s'épaississent (pl. IX, fig. 15) et forment une ou plusieurs varicosités (pl. IX, fig. 16, 17, 18); la taille de ces nodules augmente (pl. IX, fig. 19 et fig. 20 et 21); ils empiètent de plus en plus sur les parties filiformes qui leur cèdent la place; et finalement, des carpospores se constituent, avec de nombreux rhodoplastes globuleux, comme chez les *Lemanea*. Dans les deux cas, ce sont ces chromatophores

arrondis, qui passeront dans le premier tube germinatif, dont dériveront tous les chromatophores de la nouvelle Algue.

Au cours de ces processus du développement des gonimoblastes chez *Lemanea* et chez *Sacheria*, il existe dans le cytoplasme des cellules carpogoniales comme des cellules sporogènes de petits éléments granuleux et bacilliformes (bien visibles par exemple en *m.*, fig. 2, pl. IX); ils ressemblent aux grains et aux bâtonnets que nous avons décrits plus haut dans le carpogone, mais ils s'en distinguent par une extrême ténuité et par une sidérophilie différente; et, tandis que ces grains et ces bâtonnets s'allongent pour former les rhodoplastes, les autres éléments ne changent pas d'aspect et paraissent demeurer totalement inactifs. Nous avons déjà signalé leur existence dans les autres cellules des *Lemanea* où ils se présentent avec des caractères à peine différents; ils persistent donc, presque sans modifications, pendant tout le cycle évolutif de l'Algue.

Nous avons ainsi fermé le cycle de l'évolution des rhodoplastes chez les Lémanéacées. Mais, avant de conclure, pour mieux comprendre les processus que nous avons décrits, nous allons rapidement examiner des préparations semblables aux précédentes, mais d'objets fixés, non plus par la méthode de REGAUD, mais par les liquides de LENHOSSEK ou de BOUIN.

C. — L'évolution des Rhodoplastes après fixation
par des méthodes non mitochondriales

Ces mélanges conservent la forme des chromatophores, lorsque ceux-ci sont pigmentés et les images que nous obtenons par ce procédé des cellules de *Pseudo-*

chantransia ainsi que de la couche corticale moyenne, et même médullaire, de l'appareil fructifère, sont comparables à celles que donne la méthode de REGAUD. Mais, au contraire, les plastes filamenteux et peu ou pas colorés, des cellules axiles, sont toujours plus ou moins déformés, vacuolisés, et, parfois même détruits. Le liquide de LENHOSSEK se montre aussi absolument incapable de conserver les aspects si caractéristiques des cellules carpogoniales après la fécondation, et des gonimoblastes; le protoplasme de ces divers éléments apparaît comme une masse que l'hématoxyline colore uniformément en gris violacé, creusée de quelques vacuoles irrégulières; il est impossible d'y déceler trace d'éléments figurés quelconques et le noyau seul apparaît avec netteté. Les petits grains et bâtonnets sidérophiles qui existent dans toutes les cellules, à côté des rhodoplastes, restent eux aussi, invisibles. Ainsi, le mélange de LENHOSSEK, à base d'alcool et d'acide acétique, agit en destructeur énergique des éléments non spécialisés de la lignée des rhodoplastes et des autres corps intracellulaires qui leur sont morphologiquement semblables.

Nous avons eu, plus d'une fois, l'occasion, au cours de cette étude de noter l'identité de forme qui existe entre tous ces éléments, granuleux, bacillaires ou filamenteux, et les organites si bien caractérisés que sont les chondriosomes. Nous reconnaissons maintenant que cette identité se poursuit dans le domaine de l'histochimie, puisque les réactifs qui fixent les chondriosomes, conservent aussi ces formations particulières de nos Algues, et que ceux qui détruisent le chondriome, les détruisent identiquement. Nous les considérons donc comme formées d'éléments mitochondriaux typiques.

Nous pouvons maintenant définir le rythme de l'évolution des plastes chez les Lémanéacées : dans l'œuf, il existe un chondriome formé de grains et de courts bâtonnets ; au cours de la formation des gonimoblastes, certains de ces chondriosomes, les plus épais et les plus sidérophiles, s'allongent en longs chondriocontes, qui élaborent des pigments chlorophylliens, et deviennent des chromatophores. Dans l'individu adulte, ces chromatophores subissent de nombreux changements d'aspect selon leur degré d'activité, conditionné lui-même par leur position plus ou moins éclairée. Dans toutes les cellules, il persiste, à côté des chromatophores qui représentent des chondriosomes spécialisés, des éléments mitochondriaux indifférenciés. Les plastes évoluant, comme nous l'avons bien montré, puisque nous les avons suivis pas à pas, avec une pleine autonomie, n'ont pas de rapports avec ces chondriosomes au point de vue génétique ; mais, au point de vue morphologique, des ressemblances très étroites existent, à l'origine, entre ces deux séries d'éléments, et l'histochimie nous apprend que, dans les cellules encore indifférenciées, leurs réactions sont fondamentalement identiques.

§ 2. — Évolution des plastes et des chondriosomes dans les Delesseriacées (Céramiales)

(pl. X, XI et XII)

Nous avons choisi comme type *Delesseria Hypoglossum Lamx.* C'est une Floridée dont le thalle, d'un beau rouge pourpre, est formé de rameaux foliacés extrêmement ramifiés. Sur les côtes de la Manche (Wimereux), où nous

l'avons recueillie, elle est en pleine fructification vers le milieu du mois d'août. Son développement diffère, à bien des points de vue, de celui des Lémnécées; il ne comporte pas toutes les phases qui compliquent le cycle évolutif de ces dernières: il n'y a qu'un thalle, lequel se couvre, à certains moments, d'organes reproducteurs. Par contre, nous rencontrons ici un dispositif qui n'existait pas chez les Némaliacées: c'est la présence de spores spéciales, formées sur certains individus, par groupes de quatre, et appelées, pour ce motif, tétraspores. Depuis les travaux de YAMANOUCHI, on sait parfaitement que ces tétraspores, qui existent chez presque toutes les Floridées, naissent à la suite de caryocinèses dont les caractères (synapsis, etc...) montrent qu'il s'agit de divisions réductrices; de fait, dans les tétraspores, le noyau renferme deux fois moins de chromosomes que dans la plante mère. Ces spores germent pour former un nouvel individu, mais dont tous les noyaux sont haploïdes; ces thalles ne produisent que des organes sexuels; et, après la fécondation, l'œuf, dont le noyau est diploïde, se développe en un individu tétrasporique. Telle est la notion, due à YAMANOUCHI, de l'alternance des générations chez les Algues rouges. Les *Delesseria* ont précisément un cycle évolutif calqué sur ce modèle; et les travaux de SVEDELIUS sur *Delesseria sanguinea* ont montré que les individus tétrasporiques ont des noyaux à 40 chromosomes; ceux-ci sont, dans certaines cellules, le siège d'une réduction chromatique, aboutissant à la formation de quatre spores à 20 chromosomes; ce nombre se maintient dans les plantes sexuées, et la formule diploïde n'est rétablie que dans l'œuf, après la fécondation.

Pour comprendre l'évolution des rhodoplastes chez

Delesseria, il faut donc suivre ces organites, non seulement dans les cellules végétatives, mais encore et surtout aux stades les plus importants de leur développement : A, dans l'œuf, c'est à dire dès le début de la phase sporophytique, à l'instant où les gonimoblastes vont apparaître : B, à la fin de cette même phase, au moment de la formation des tétraspores.

A. — Destinée des Rhodoplastes dans l'œuf et au cours du développement des Gonimoblastes

Le développement des rameaux carpogoniaux et des cystocarpes de *Delesseria Hypoglossum* n'a été étudié jusqu'ici que d'une manière très sommaire par PHILLIPS. Mais une espèce voisine, *Delesseria sanguinea*, a fait l'objet de recherches beaucoup plus complètes de PHILLIPS et surtout de SVEDELIUS (1914). Nous avons pu constater que, chez *Delesseria Hypoglossum*, les phénomènes aboutissant à la formation des carpogones, puis des gonimoblastes, sont essentiellement conformes aux descriptions données par SVEDELIUS pour *Delesseria sanguinea*. Nous n'insisterons donc pas sur l'ensemble du développement des fructifications de *Delesseria Hypoglossum*, envisagé au point de vue purement anatomique ; nous ne pourrions, sur un grand nombre de points, qu'apporter une confirmation générale des études de SVEDELIUS ; mais, en admettant tous les résultats de ce savant, et en leur ajoutant quelques données importantes qui semblent lui avoir échappé, ainsi qu'à PHILLIPS, nous décrirons, d'une manière complète, l'évolution des plastes au cours des processus fructificateurs. Nous diviserons cette étude absolument origi-

nale, en deux phases : la première comprend le développement du rameau carpogonial jusqu'à l'instant de la fécondation ; la seconde correspond aux phénomènes qui suivent l'acte fécondateur, au développement des gonimoblastes, à la formation des cystocarpes ; c'est seulement pour cette deuxième phase qu'il nous faudra compléter les données anatomiques de PHILLIPS et de SVEDELIUS.

a) *Différenciation des cellules carpogoniales.* — Les carpogones se différencient dans certaines des lames foliacées (feuilles carpogoniales ; « Karpogonblätter ») qui constituent le thalle. Au début, vers le sommet végétatif, ces feuilles sont formées d'une seule couche de cellules. Puis, elles s'épaississent dans la région médiane où se dessine une nervure saillante ; nous renvoyons au travail de SVEDELIUS pour la description des différentes segmentations qui produisent cet épaississement ; leur trait le plus remarquable est la formation d'une file de cellules occupant l'axe même de la feuille : les *cellules centrales*, flanquées chacune, en haut, en bas, et latéralement d'une cellule péracentrale (en tout quatre cellules péracentrales autour d'une cellule centrale) ; tandis que les cellules péracentrales latérales évoluent comme la cellule centrale, c'est à dire ne subissent plus de divisions et modifient exclusivement leur protoplasme, les cellules péracentrales inférieure et supérieure se segmentent suivant un rythme précis pour former les rameaux carpogoniaux ; ces derniers comprennent quelques cellules disposées à la file, et dont la dernière, la plus externe, terminée par le trichogyne, est le carpogone. Quant au premier élément carpogonial, le

plus interne, il sert de point d'union entre le rameau sexuel et la cellule centrale correspondante à laquelle il est uni par un plasmodesme ; c'est un élément assez particulier : il ne suit pas la destinée des cellules carpogoniales ; mais, comme nous le montrerons plus loin, son évolution ressemble beaucoup à celle des cellules centrale et péricentrales ; il se rapproche encore de ces dernières par sa position ; aussi peut-on lui donner, avec PHILLIPS, le nom de « cellule péricentrale » ; mais, pour la distinguer des cellules péricentrales latérales, sans rapport avec le rameau sexuel, nous lui ajouterons le qualificatif « pédiculaire », puisqu'elle sert de pédicule, de support, aux éléments carpogoniaux ; ce sera donc la « cellule péricentrale pédiculaire » ou, plus brièvement, « cellule pédiculaire » (« Tragzelle » de SVEDELIUS) [pour la disposition des cellules centrale et péricentrales, voir plus loin, fig. 41].

Si l'on observe sur le vivant une très jeune feuille, ne comprenant encore qu'une seule couche de cellules, de *Delesseria Hypoglossum*, on voit, dès le premier abord, qu'elle possède une couleur pourpre très accentuée ; de fait, toutes les cellules montrent à leur intérieur de nombreux rhodoplastes, volumineux et bien colorés. A une phase plus avancée, on constate que les cellules centrales et péricentrales, puis les premières ébauches du rameau sexuel, renferment également des plastes pigmentés, ayant la forme d'un ovoïde allongé, parfois même étiré en un court ruban. A cet état, les cellules du complexe carpogonial, dont la destinée est cependant si particulière ne peuvent être distinguées, au seul point de vue cytologique, des éléments végétatifs qui les entourent ; l'aspect du protoplasme est partout identique ; et l'étude

anatomique peut seule, à ce stade très précoce, nous apprendre à reconnaître l'ébauche de l'appareil reproducteur.

Mais, à mesure que le rameau carpogonial s'individualise des changements se produisent dans les cellules qui le constituent, et dont la physionomie devient bientôt très spéciale. PHILLIPS avait déjà constaté que les éléments carpogoniaux fixent avec énergie le bleu d'HOFFMANN, ce qui est l'indice d'un cytoplasma dense. SVEDELIUS a signalé des faits analogues, et nous avons, à notre tour, observé cet épaississement du protoplasma dans les cellules du rameau sexuel ; elles se distinguent alors du tissu environnant, dans les coupes colorées à l'hématoxyline, même aux faibles grossissements, grâce à la teinte violacée de leur cytoplasma sidérophile et peu vacuolisé.

Ces modifications dans l'aspect du cytoplasma n'affectent pas seulement les cellules carpogoniales, mais encore la cellule centrale, et, dans une moindre mesure, les cellules péricentrales. La cellule centrale se charge de nombreuses granulations sidérophiles, sphériques, ovalaires, ou légèrement contournées, et de dimensions très diverses ; elle acquiert ainsi une physionomie tout à fait caractéristique, permettant de la repérer immédiatement dans les coupes, même à des grossissements très faibles. Nous reviendrons plus loin sur la signification qu'il convient, selon nous, d'attribuer à ces grains. Les cellules péricentrales subissent des changements moins accentués ; leurs noyaux se multiplient, leur cytoplasma s'épaissit et quelques grains sidérophiles s'y déposent.

Quant à la cellule pédiculaire, ses transformations sont très analogues : dans le cytoplasma devenu dense, où les noyaux se sont multipliés, on distingue d'assez nombreux

blocs sidérophiles. Dès ce moment, cette cellule se distingue du rameau carpogonial qu'elle supporte, pour prendre l'aspect des éléments centraux.

Des changements non moins remarquables affectent les rhodoplastes. Ils se produisent assez tardivement, au moment où le carpogone atteint la maturité sexuelle. Il est alors difficile de suivre l'évolution des plastes dans les cellules du rameau carpogonial : ces dernières sont en effet de très petite taille ; et, après fixation par la méthode de REGAUD, leur cytoplasma retient si fortement l'hématoxyline, que leur contenu reste toujours très indistinct. Il n'y a d'ailleurs pas grand intérêt à étudier ces éléments, car ils sont voués, dès après la fécondation, à une dégénérescence totale ; et, comme nous le dirons dans un instant, toute l'activité embryonnaire se concentre alors au niveau de la cellule pédiculaire. C'est donc là qu'il est intéressant de préciser les transformations des rhodoplastes. Ces derniers, nous l'avons dit, ont primitivement la forme d'un ovoïde étiré en ruban. Ils ne tardent pas, dans tous les éléments du complexe central (cellules pédiculaires, centrale et péricentrales) à s'amincir, en même temps que, sur leur trajet, ou, plus souvent, à une de leurs extrémités, se creuse une petite vésicule claire ; au moment de la fécondation, toutes ces cellules renferment donc des plastes en forme de rubans assez minces et, çà et là, vésiculeux. Mais ces modifications restent en somme assez peu accentuées ; et c'est seulement après la fécondation qu'elles atteindront toute leur ampleur.

Après la fécondation, le noyau de fusion quitte le carpogone ; très rapidement, il traverse les éléments du rameau carpogonial pour émigrer vers la cellule pédiculaire. Cette dernière a subi une division transversale

et c'est dans la cellule supérieure résultant de ce clivage, la *cellule auxiliaire*, que vient se loger le noyau. Le rameau carpogonial, dont le seul rôle paraît être de guider dans sa migration le noyau fécondé, dégénère alors complètement. Toute l'activité embryonnaire se trouve reportée au niveau de la cellule renfermant le noyau diploïde, c'est à dire de la cellule auxiliaire. Il convient donc d'étudier en détail la morphologie de son cytoplasme.

Comme nous l'avons dit, celle-ci n'est qu'un important fragment de la cellule pédiculaire; elle renferme donc les mêmes éléments. C'est ainsi qu'elle contient, mais en moins grande abondance, des grains sidérophiles; ces derniers étant disséminés, on peut, bien mieux que dans les cellules centrale et pédiculaire où ils sont étroitement serrés, reconnaître certains de leurs caractères. Ils sont toujours localisés à l'intérieur de petites vacuoles dans lesquelles ils forment un précipité amorphe; ce sont sans doute des inclusions plus ou moins fluides, nées directement dans le cytoplasme et précipitées, contractées irrégulièrement par le fixateur. Ce dépôt vacuolaire n'est pas de la métachromatine, car les corpuscules de cette substance ne se colorent qu'exceptionnellement par la méthode de REGAUD et présentent alors un éclat rouge très visible. Les composés phénoliques ont aussi des caractères absolument différents; le bichromate leur confère une teinte jaune que nos blocs n'offrent jamais, même après une longue décoloration dans l'alun de fer. Il paraît, par contre, très vraisemblable que ces précipités sidérophiles sont constitués par une protéine analogue à celle récemment décelée par GUILLIERMOND dans les vacuoles de beaucoup de Phanérogames, et qui présente les mêmes caractères microchimiques.

Le cytoplasme de la cellule auxiliaire étant à peine chargé de ségrégations inertes se prête parfaitement à l'étude; dans sa masse homogène, assez dense, on observe de nombreux filaments sidérophiles, assez longs et très flexueux; ils portent presque tous, généralement vers leur extrémité, une vésicule dont la paroi retient, comme eux, très énergiquement l'hématoxyline. Ils représentent évidemment les plastes très amincis; cette transformation, déjà ébauchée avant la fécondation, comme nous l'avons indiqué, dans les cellules du complexe central, est maintenant beaucoup plus accusée. A cet état, les plastes ressemblent absolument à des chondriosomes en voie d'élaboration, tels qu'on les a si souvent figurés dans les cellules animales et végétales les plus diverses; et, après l'étude détaillée que nous avons faite des Lémnéacées, nous n'hésitons pas à les considérer comme des chondriocontes; nous noterons en outre ce fait intéressant qu'ils sont certainement, comme le montrent leurs vésicules, en pleine sécrétion. Nous n'avons malheureusement pas réussi à identifier le produit de leur activité; ce n'est certainement pas, comme nous le répéterons plus loin, de l'amidon floridéen, bien qu'il s'en produise de grandes quantités à ce stade; mais il est intéressant de constater ces attitudes significatives du chondriome dans des cellules où l'on sait intense l'élaboration des substances nutritives. A côté de ces éléments filiformes, on observe, répandus sur les travées cytoplasmiques, des grains très ténus et des bâtonnets très fins, ayant, eux aussi, tous les caractères des chondriosomes mais paraissant inactifs. La cellule pédiculaire présente exactement les mêmes caractères: les plastes y ont continué leur amincissement et s'y trouvent aussi à l'état de filaments flexueux et vési-

culeux ; mais les précipités sidérophiles y sont bien plus abondants.

Enfin, la régression des plastes s'est accomplie aussi dans les cellules centrale et péricentrales ; dans ces dernières, dont le cytoplasme n'est chargé que d'une faible quantité de grains sidérophiles, on les distingue avec une particulière netteté : ils sont sous forme de filaments onduleux et vésiculifères, assimilables à des chondriocotes en voie d'élaboration.

b) *Naissance des gonimoblastes.* — *La cellule géante.* — C'est aux dépens de la cellule auxiliaire qu'apparaissent les gonimoblastes. Le premier élément formé devient assez rapidement volumineux, d'après SVEDELIUS, il supprime même la cellule auxiliaire qui disparaît peu à peu, tandis qu'il augmente de taille et engendre tous les autres gonimoblastes (fig. 11).

Les faits sont en réalité plus complexes ; la cellule auxiliaire forme bien un premier gonimoblaste, qui augmente de volume et produit à sa périphérie quelques éléments sporogènes ; mais nous ne sommes pas absolument certain qu'elle disparaisse ensuite complètement. En outre, à un stade un peu plus avancé, des phénomènes remarquables se produisent que n'ont signalé ni PHILLIPS, ni SVEDELIUS chez *Delesseria sanguina*, et que PHILLIPS n'a pas vus chez *D. Hypoglossum*. Si l'on examine, en effet, une coupe d'un cystocarpe quelque peu évolué, on distingue, à la place de la cellule auxiliaire, au foyer d'où rayonnent les gonimoblastes, une véritable cellule géante (pl. X). En examinant cette dernière à un fort grossissement, on voit aussitôt que sa paroi n'est pas unie, mais porte des vestiges très nets d'anciennes

cloisons, pénétrant parfois assez loin dans la masse cytoplasmique et y formant, avec d'autres leur faisant face,

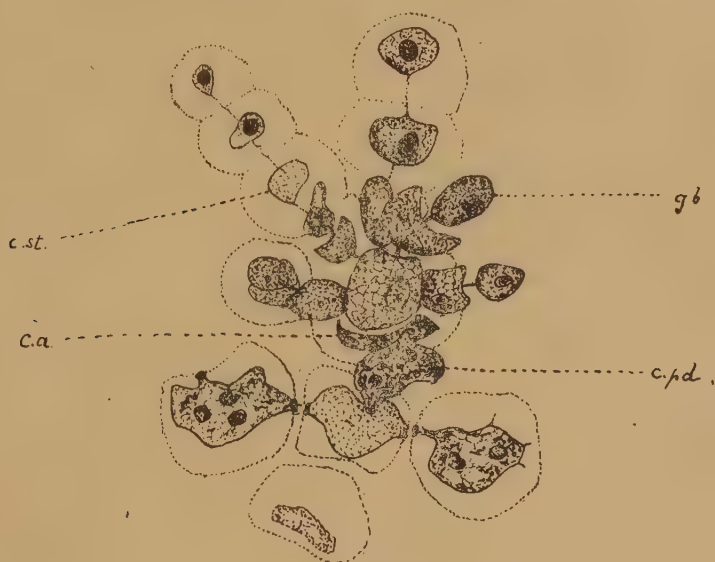


Fig. 14. — Coupe dans un jeune cystocarpe de *Delesseria sanguinea* (800×1).

c. pd. : cellule pédiculaire; *c. a.* : cellule auxiliaire; *gb* : premiers gonimoblastes; *c. st.* : cellules stériles donnant naissance, par gélification, à la cavité du conceptacle (d'après SVEDELIUS).

Remarquer, au foyer d'apparition des premiers éléments sporogènes, la cellule primordiale des gonimoblastes, et, sous la cellule pédiculaire, la cellule centrale, flanquée des deux péricentrales latérales. Dans le cytoplasme des cellules du complexe central, on devine quelques filaments onduleux, peu nets, que Svedelius n'a pas signalés, et qui correspondent aux chondriocontes altérés.

des diaphragmes très ouverts (pl. XI, fig. 1) on observe en outre plusieurs noyaux. Cette grande cellule, à structure presque plasmodiale, véritable formation placentaire, provient sans aucun doute du premier gonimoblaste ou de la cellule auxiliaire, peut-être de la soudure de ces deux éléments si la cellule auxiliaire ne disparaît pas complètement. Ce dernier détail n'a, d'ailleurs, qu'une minime importance : la cellule primordiale des gonimoblastes et la cellule auxiliaire sont des formations étro-

tement apparentées. Ce qui importe, c'est le fait que ces éléments, seuls ou fusionnés, deviennent le centre générateur actif des gonimoblastes. Mais la masse placentaire s'accroît encore en s'incorporant les cellules situées à son pourtour, les premiers éléments sporogènes : ces derniers formeront à sa périphérie une série de compartiments très ouverts, de diverticules au sommet desquels naissent les filaments sporogènes définitifs (pl. X et XI). Le protoplasma de la cellule géante est assez dense dans certaines régions, très vacuolaire dans d'autres ; ces vacuoles renferment quelques grains sidérophiles peu abondants, restes de ceux de la cellule auxiliaire. Le cytoplasma renferme une infinité de chondriosomes en forme de grains arrondis ou fusiformes, ressemblant à des coccobacilles, plus rarement de fins bâtonnets, répandus dans toute sa masse ; à la périphérie on observe, mêlés à ces granules, les plastes qui ont presque tous résorbé leur partie filamenteuse ; ils forment une grande quantité de fines sphérules creuses, de petites vésicules, rarement encore pourvues d'un appendice filiforme très ténu, reste du chondrioconte dont elles dérivent. Ces éléments mitochondriaux sont particulièrement abondants dans les diverticules périphériques où ils s'accumulent ; de là ils passent dans les nouveaux gonimoblastes lorsque ceux-ci prennent naissance à l'extrémité même de ces diverticules. La masse plasmodiale renferme enfin plusieurs noyaux nettement nucléolés et contenant quelques grains de chromatine (pl. XI, fig. 1).

La cellule pédiculaire subit aussi des modifications remarquables. Les blocs sidérophiles qu'elle renferme, devenus très volumineux, perdent progressivement leur affinité pour la laque d'héματοxyline et se transforment

en masses confuses : celles-ci, ayant bientôt perdu toute individualité, ne se distinguent plus du cytoplasme ambiant. Ce dernier paraît perdre peu à peu sa vitalité ; les noyaux y disparaissent rapidement, ainsi que les éléments mitochondriaux ; c'est finalement une masse dense, homogène, dépourvue de tout corpuscule figuré et creusée de petites vacuoles sans contenu apparent (pl. X et pl. XI, fig. 1).

La cellule placentaire présente avec cette masse des rapports très curieux. Elle lui est, en effet, étroitement accolée sur une assez grande longueur ; et à la surface de contact, la membrane, partout ailleurs très épaisse, et montrant nettement ses deux couches, cellulosique et pectique, apparaît extrêmement modifiée ; elle est mince, homogène, et retient fortement la laque d'hématoxyline ; peut-être même pourrait-on penser que, dans certains cas, il ne s'agit plus là d'une vraie cloison, mais d'une simple différenciation protoplasmique locale, comparable à une membrane cytoplasmique, séparant les deux formations. Quoi qu'il en soit, la cellule géante est non seulement accolée à la masse dégénérée, mais encore, elle tend, semble-t-il à l'entourer ; elle se prolonge sur le pourtour de celle-ci, par une sorte de cul de sac circulaire, de telle sorte que, dans les coupes, on les voit emboîtées l'une dans l'autre (pl. X et pl. XI, fig. 1). Parfois la masse dégénérée est même totalement captée par le placenta, à l'intérieur duquel on l'aperçoit, comme une énorme inclusion, limitée par une fine enveloppe sidérophile. Il semblerait donc que le plasmode vive aux dépens de la masse dégénérée qui lui fournirait l'aliment nécessaire à son rôle générateur.

c) Développement des carpospores et formation des

rhodoplastes. — Il développe les gonimoblastes sur tout son pourtour. Ces derniers se forment, à l'extrémité même des diverticules périphériques du plasmode. Ce sont de gros filaments, parfois bifurqués, rayonnant autour de la cellule géante. Leur croissance est centrifuge. Leur élément le plus basal, donc le plus nouvellement formé, offre à peu près la même structure que les diverticules sur lesquels ils naissent; le protoplasme, vacuolisé, renferme un noyau central; sur les travées cytoplasmiques, on distingue de nombreux éléments mitochondriaux granuleux, et, surtout abondants au pourtour du noyau, une grande quantité d'éléments vésiculeux, semblables à ceux du syncytium, mais dont la paroi est plus épaisse, et qui sont munis souvent d'une courte queue latérale.

Au cours de l'évolution des gonimoblastes, les grains mitochondriaux restent sans modifications. Au contraire, les vésicules se transforment, à la fois par allongement et épaissement de leur paroi; insensiblement, elles arrivent ainsi à former, dans les carpospores, qui naissent par simple transformation de gonimoblastes, de gros corps, à contour plus ou moins régulièrement ovoïde et qui ne sont autre chose que des rhodoplastes (pl. XI, fig. 1 et 2). Ces derniers sont bien visibles sur le vivant, et donnent aux carpospores la teinte rouge pourpre sombre qui les caractérise. Ces carpospores, en germant, donnent des individus diploïdes, porteurs de tétraspores.

**B. — Destinée des Rhodoplastes pendant la formation
des Tétraspores**

Les tétraspores de *Delèsseria Hypoglossum*, apparaissent, comme les cystocarpes, sur des lames folia-

cées d'aspect banal ; elles forment, de chaque côté de la nervure médiane, une bande longitudinale, à peine sinueuse, nettement visible grâce à sa teinte rouge sombre. La solution du problème de la destinée des plastes dans ces tétraspores, point de départ de l'individu gamétophytique, est excessivement simple et peut s'obtenir par l'étude vitale. Les tétraspores renferment, pendant tout leur développement, de gros plastes, très colorés et très spécialisés ; à côté existent quelques mitochondries. Ces spores ne diffèrent donc des autres cellules que par leur forme et leurs phénomènes nucléaires ; elles ne présentent aucun intérêt spécial au point de vue qui nous occupe.

L'évolution des plastes chez les *Delesseria* est donc maintenant bien connue ; elle s'effectue suivant un rythme très comparable à celui que nous avons mis en évidence chez les Lémanécées. S'il se produit à l'origine des gonimoblastes, chez les *Delesseria* des complications (formation d'un syncytium placentaire... etc.) qui ont peut-être, chez les *Lemanea*, leur très lointain équivalent dans la répercussion, sur tous les éléments du carpogone, de la fécondation qui n'intéresse cependant que la cellule-œuf, les phénomènes intimes de l'évolution des plastes sont identiques dans les deux cas. Ils comportent, au moment de l'activité sexuelle, une régression des chromatophores dans les éléments qui prendront part à la fructification ; les rhodoplastes passent par l'état de chondriocontes sinueux, puis de grains ou de bâtonnets, vésiculeux ou non ; au cours de la formation des gonimoblastes, ces chondriosomes se différencient pour former les rhodoplastes, soit directement, par simple épaississement (*Delesseria*), soit après allongement en

chondriocontes (*Lemanea*). Les chromatophores ne sont donc que des chondriosomes différenciés. A côté d'eux persistent, pendant tout le cycle évolutif, des éléments mitochondriaux, variant très peu d'aspect et paraissant inactifs.

Cette constance fondamentale dans les processus d'évolution des plastes, dans deux familles aussi éloignées systématiquement que les Lemanéacées et les Delesse-riacées, nous permet déjà de supposer, que les phénomènes principaux que nous avons décrits, se répètent, à peu près sans modifications, dans tous les groupes de Floridées. L'étude des *Gracilaria* vient confirmer cette opinion.

§ 3. — Évolution des plastes et des chondriosomes chez *Gracilaria confervoïdes* Grév. (Rhodymeniale)

(pl. XII et XIII, fig. 1 à 4 inclus)

C'est une Algue dont le thalle a l'apparence de cordons cylindriques, ramifiés, souvent très allongés, et larges de quelques millimètres. Les cystocarpes apparaissent sur ces cordons, comme des proéminences de volume divers, depuis de fines verrucosités, représentant ces organes au début de leur formation, jusqu'à de gros nodules correspondant à leur état de maturité.

La méthode de REGAUD permet une excellente fixation de cette Algue; et en sectionnant, au niveau des cystocarpes, des thalles traités par ce procédé, on obtient des coupes fort instructives. Il est cependant très difficile de découvrir le carpogone; mais on sait, depuis les travaux de JOHNSON, qu'il se fusionne avec les cellules du procarpe, pour former une grosse masse plurinucléée, véri-

table plasmode. Il ne nous a pas été possible, sur les échantillons que nous avons récoltés, de découvrir beaucoup de ces syncytiums bien fixés. En effet, si la conservation du noyau est très facile chez la plupart des Floridées, la fixation du cytoplasme est beaucoup plus aléatoire, à cause de la fragilité extrême de ses constituants. Nous avons pu cependant nous rendre compte que la cellule de fusion renferme de petits éléments filamenteux et bacilliformes ayant l'aspect d'un chondriome. Mais nous avons surtout étudié la structure des gonimoblastes et le mécanisme de la formation des rhodoplastes dans les carpospores.

Les gonimoblastes, d'abord isolés, s'accolent, et finissent par constituer un véritable tissu que nous appellerons *tissu sporogène*; il forme à l'intérieur du cystocarpe un coussinet volumineux à la périphérie duquel s'individualisent les carpospores. Ce tissu est composé par des cellules assez allongées, renfermant au moins deux ou trois noyaux; leur cytoplasme est assez peu dense; il contient une grande quantité d'éléments filamenteux, flexueux, pourvus d'une vésicule terminale ou de plusieurs petites vésicules espacées sur leur trajet (pl. XII, fig. 2). A côté, existent de petits éléments granuleux ou bacilliformes. Vers le pourtour du nodule sporogène, le cytoplasme s'épaissit. Le chondriome reste sous forme de chondriocontes vésiculifères et de grains ou de courts bâtonnets. Mais, tout à fait à la périphérie, dans les premières cellules en voie de se transformer en carpospores, d'importantes modifications se produisent; les chondriocontes s'épaississent, se raccourcissent et leurs vésicules s'oblitérent (pl. XIII, fig. 1 et 2). Les autres éléments demeurent sans changement. A mesure que l'on observe

des carpospores plus âgées, on voit cette évolution s'accroître : les chondriocontes deviennent méconnaissables en prenant l'aspect de gros bâtonnets ovoïdes ou en forme de massue ; ils se rapprochent du noyau, et se disposent en rosace autour de lui, (pl. XIII, fig. 3) ; ce sont les rhodoplastes. Le reste du cytoplasme est parsemé d'une grande quantité de bâtonnets sidérophiles. On peut reconnaître par l'étude vitale, qu'à ce stade, les rhodoplastes sont colorés ; c'est le moment où les carpospores vont être libérées pour reproduire un nouvel individu.

Ainsi, chez *Gracilaria*, comme chez *Delesseria*, et comme chez *Lemanea*, les rhodoplastes naissent de l'évolution d'éléments mitochondriaux typiques, mais dont la forme, filamenteuse ou vésiculeuse, suffit le plus souvent à les distinguer d'autres chondriosomes qui, eux, sont sans rôle dans l'évolution des chromatophores ; leur origine est aussi très particulière puisqu'ils dérivent directement de rhodoplastes différenciés. Nous admettons cette proposition même chez *Gracilaria*, où nous n'avons pu cependant observer le point de départ des chondriosomes ; elle est, en effet, certainement vraie, ici comme dans les autres cas.

D'ailleurs, dans de nombreuses régions du thalle des *Gracilaria*, on peut suivre ce processus d'amincissement des chromatophores, depuis les cellules périphériques, où ils sont bien éclairés jusqu'aux cellules profondes ; ainsi, dans la paroi même du cystocarpe, on observe une série complète d'aspects, qui rappelle absolument celle que nous avons décrite au cours de notre étude des Lemanéacées (pl. XIII, fig. 4). La couche la plus externe renferme de gros plastes, en forme de rubans courts, sinueux, et diversement anastomosés. Entre cette

couche superficielle et la couche profonde, qui forme le revêtement de la cavité cystocarpique, on suit toutes les phases de la décoloration de ces rubans : ils sont d'abord moins épais, plus déliés, mais gardent leurs anastomoses puis celles-ci se rompent les unes après les autres, en même temps que les rubans s'amincissent et prennent l'aspect de longs filaments contournés ; finalement, les cellules les plus profondes renferment une assez grande quantité de chondriocotes extrêmement flexueux, à peine reliés encore par quelques anastomoses, et rappelant absolument, par leur forme, ceux du tissu sporogène.

Dans toutes les Floridées [à l'exception peut-être des groupes inférieurs : Bangiacées, Némaliées (4)], on retrouve des phénomènes identiques. Nous les résumons ici, d'une manière générale, pour l'ensemble des Algues rouges.

1° Les chromatophores des Floridées, même lorsqu'ils ont atteint leur maximum de différenciation, peuvent perdre, si les conditions physiques du milieu s'y prêtent (la luminosité joue un rôle prépondérant), leur pigment, et prendre l'aspect de minces filaments. SCHIMPER qui avait déjà entrevu ce phénomène, disait qu'ils deviennient leucoplastes. Or ces leucoplastes, comme nous l'avons montré, ont les caractères précis d'organites bien déterminés, communs aux cellules animales et végétales et que l'on appelle, depuis MEVES, chondriosomes.

1. Chez les Bangiacées, Algues dont le thalle est d'une grande simplicité d'organisation, toutes les cellules renferment, comme on l'a souvent constaté, des plastes hautement différenciés. Chez *Nemalion*, les plastes existent à l'état différencié même dans les cellules carpogoniales où KYLIN les a mis en évidence par des méthodes non mitochondriales.

2^o Le rameau carpogonial, qui porte, à son extrémité libre, le gamète femelle ou carpogone, apparaît à la suite d'une simple modification dans la forme et la disposition réciproque de cellules végétatives banales.

Au moment de la fructification, des changements très remarquables affectent, non seulement ces cellules, mais encore, très souvent, d'autres éléments (cellules auxiliaires de type absolument banal, mais proches du zygote). D'une part, les chromatophores de toutes ces cellules perdent leur pigment et se transforment en chondriocontes d'où leur aspect particulier, depuis longtemps remarqué par les algologues. Nous avons cité plusieurs exemples détaillés de ce phénomène; ajoutons ici que, chez *Antithamnion plumula* Thur, que nous avons très sommairement étudiée, les choses se passent bien suivant ce schéma. C'est une Floridée filamenteuse, dont le thalle ne forme donc pas d'organe anatomiquement complexe; toutes les cellules prennent part au processus assimilateur et sont remplies de gros chromatophores. Seuls, les procarpes se présentent, au moment de la maturité sexuelle, à l'état incolore, ce qui permet de bien les apercevoir sur le vivant. Dans les coupes minces obtenues par la méthode de REGAUD, on reconnaît, ici comme partout, que les cellules carpogoniales, dépourvues de chromatophores, renferment des filaments sidérophiles, minces et flexueux, résultant évidemment de la transformation des plastes.

D'autre part, ce sont *toutes* les cellules carpogoniales qui prennent part à ces modifications; bien qu'une seule d'entre elles soit le siège de la fécondation, toutes sont impliquées dans les conséquences de cet acte. Souvent, en outre, elles se fusionnent en un syncytium paraissant

jouer un rôle nourricier. C'est une formation de ce genre dont nous avons décrit et étudié en détail, chez *Delesseria Hypoglossum*, un exemple nouveau et très intéressant.

3° Dans ces divers appareils de fructification, les chondriocotes dérivés des chromatophores sont parfois à l'état inactif; mais, encore plus souvent, ils semblent prendre une part active à l'élaboration de certaines substances de réserve qui s'accumulent en abondance dans ces cellules.

4° Au cours du développement des gonimoblastes et des carpospores, les éléments mitochondriaux provenant de la décoloration des chromatophores, s'épaississent, se chargent à nouveau de pigment et forment les rhodoplastes des carpospores, point de départ de ceux des nouveaux individus.

5° Dans les Floridées tétrasporiques, la formation des tétraspores ne détermine aucun changement dans l'activité et la morphologie des rhodoplastes; ceux-ci possèdent dans la tétraspore une teinte aussi intense et une taille aussi volumineuse que dans les cellules végétatives voisines (voir pl. XIII, fig. 6, tétraspores de *Chondrus crispus*).

6° Dans toutes les cellules de toutes les Floridées il existe des bâtonnets très ténus et très courts, ou des grains, présentant les mêmes réactions histo-chimiques et les mêmes caractères généraux que les plastes à l'état indifférencié, tels qu'on les observe dans les cellules carpogoniales, c'est à dire que les chondriosomes. Nous les considérons donc comme des éléments mitochondriaux. Ils se distinguent cependant de ces chondriosomes de la lignée des plastes, parce qu'ils

ne manifestent jamais la moindre activité élaboratrice, et qu'ils persistent, sans changement, jusque dans les cellules où les chromatophores sont le plus différenciés. Nos observations personnelles nous apprennent que ce sont, sans aucun doute, ces éléments qu'a vus BERTHOLD chez *Callithamnion* et *Ceramium*, et MEVES chez *Ceramium* où il tend à les considérer comme représentant le chondriome et cette Algue. Ces formations ne constituent, en réalité, qu'une fraction du chondriome; celui-ci est, en effet, un ensemble beaucoup plus étendu, dont font aussi partie tous les éléments de la lignée des rhodoplastes.

ARTICLE II

Les grains amylacés de la cellule des Floridées

Il existe, dans les cellules des Floridées, des grains prenant, sous l'action de l'iode, des teintes variant, selon les espèces, du brun acajou au rouge violacé. Nous avons dit, dans notre exposé historique, les différentes conceptions que les algologues s'étaient faites de ces grains. Pour SCHIMPER, ils sont constitués par une substance très différente de l'amidon ordinaire, tel qu'on le rencontre, par exemple, chez les Phanérogames; et, comme SCHMITZ l'avait déjà remarqué, ils ne naissent jamais sur des plastes. Cette opinion n'a généralement pas été suivie. La plupart des botanistes qui ont étudié les grains amylacés des Floridées, depuis VAN TIEGHEM et ROSANOFF, jusqu'à KOLKWITZ et KYLIN, en passant par BELZUNG, les considèrent comme formés d'un corps très voisin de l'amidon ordinaire, ou qui lui est même identique (KOLKWITZ), et

qui reconnaît la même origine, les travaux de DARBISHIRE et de HENCKEL ayant montré qu'il apparaît toujours sur les rhodoplastes.

La question semblait donc, quand nous avons commencé nos recherches, à peu près résolue dans le sens que nous venons d'indiquer. Mais divers faits vinrent nous convaincre que l'assimilation de l'amidon floridéen à l'amidon typique ou à un corps très voisin, était au moins trop hâtive. Nous avons donc repris l'étude de la substance amylacée des Algues rouges, afin de déterminer, aussi exactement que possible, son origine, et de préciser ses caractères microchimiques.

Nous avons utilisé surtout, comme matériel de recherches, les diverses espèces de *Lemanea* et de *Sacheria* qui nous ont déjà servi pour notre étude sur l'évolution des rhodoplastes. Plusieurs raisons nous ont conduit à choisir ces Algues comme objet principal d'observations : elles n'ont, en effet, encore jamais été étudiées à ce point de vue, et il nous a semblé intéressant de reprendre ces recherches avec un matériel nouveau. L'avantage est double si ce matériel est particulièrement favorable ; or, à la complexité rare de leur organisation, causée par une spécialisation fonctionnelle très accusée, devait correspondre chez ces Algues une diversité fort instructive dans la répartition et la morphologie de la substance amylacée. Enfin nos recherches, d'ordre surtout histologique, trouvaient un terme de comparaison des plus intéressants dans les travaux d'ERRERA qui a étudié au point de vue chimique, dans des pages complètement oubliées des algologues, l'amidon floridéen, prenant précisément pour base de ses analyses celui des *Lemanea*.

Si l'on dissocie des filaments protonémiques de

Lemanea dans une goutte d'iodure de potassium iodé, on remarque que les rhizoïdes prennent une teinte brune particulièrement intense; ces cellules, dépourvues de toute activité photosynthétique, apparaissent donc, dès le premier abord, comme des réservoirs de substance hydrocarbonée; et il est très intéressant de rechercher par quel mécanisme s'effectue, dans leur protoplasme, cet important dépôt de matière amylacée. Si l'on examine à un fort grossissement les cellules les moins intensément colorées, où l'accumulation n'est donc encore qu'à son début, on voit que l'amidon forme dans le cytoplasme, autour des vacuoles et du noyau, des plages diffuses et irrégulières; on a l'impression d'un liquide qui imprégnerait la gelée protoplasmique (fig. 12, 1). Dans d'autres éléments, la masse couleur d'acajou paraît, au contraire, formée de très petits granules agglomérés; et, souvent aussi, ces grains émigrent dans les vacuoles où ils paraissent animés de vifs mouvements browniens (fig. 12, 2). Enfin, dans les cellules les plus riches en hydrate de carbone, on voit que celui-ci est à l'état de petits corpuscules arrondis, répandus dans le cytoplasme où ils sont étroitement serrés nombreux aussi dans les vacuoles, qu'ils remplissent presque complètement et dans lesquelles ils se meuvent avec lenteur.

Au cours du développement des gonimoblastes, on observe des processus analogues: ici, en effet, la substance amylacée s'accumule peu à peu pour constituer, dans les carpospores, le matériel nutritif indispensable à la germination. En traitant par la solution iodo-iodurée les gonimoblastes encore très peu évolués, on aperçoit que leurs cellules ne renferment qu'une petite quantité d'amidon; cependant, on observe dans le cytoplasma

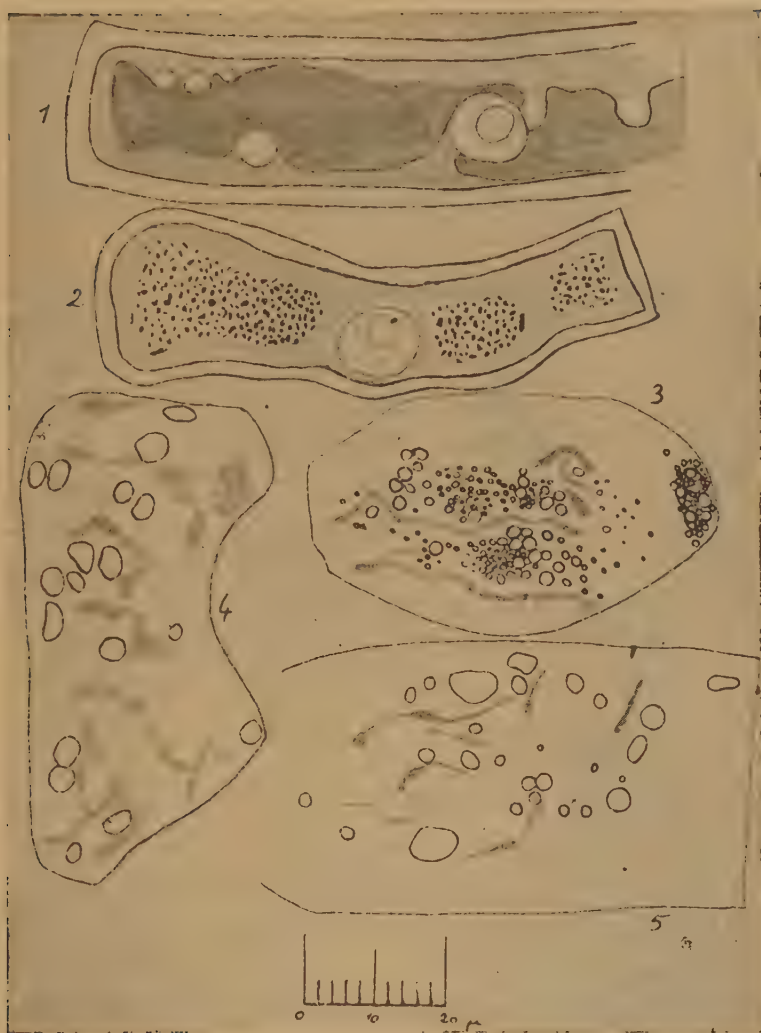


FIG. 12.

1. Fragment d'un rhizoïde de *Lemanea* traité par la solution iodo-iodurée. L'amidon forme une plage sombre au milieu du cytoplasme pâle.
2. Cellule d'un rhizoïde de la même Algue traité comme le précédent; on distingue de fins granules amylicés en liberté dans les vacuoles.
3. Cellule interne de l'appareil fructificateur de *Lemanea* : les grains d'amidon ne montrent aucun rapport avec les plastides rubanés teints en gris.
4. Cellule d'un thalle de *Bolyides*.
5. Cellule centrale d'un gros rameau de *Plocamium*. Les globules amylicés assez volumineux n'ont pas de relations avec les plastides.

quelques plages peu étendues, à contour mal défini, qui ont pris une teinte acajou. Dans des éléments plus développés, on note que les régions colorables par le réactif se sont étendues, sont d'un brun plus intense et paraissent finement granuleuses. Dans les stades encore plus avancés, et dans les carpospores, le corps cellulaire tout entier retient si fortement l'iode qu'il en devient presque noir; il est alors difficile de reconnaître sous quelle forme se présente l'amidon floridéen; toutefois, en examinant la périphérie de la cellule, où l'épaisseur est moindre, on distingue qu'il est à l'état granuleux. Ces résultats de l'observation post-vitale se superposent exactement à ceux de l'examen direct, qui nous révèle que les cellules sporogènes, tandis qu'elles évoluent en carpospores, se chargent de granulations réfringentes.

Nous voyons donc que chez les *Lemanea*, dans les régions où s'accumule l'hydrate de carbone, celui-ci apparaît d'abord sous forme diffuse à l'intérieur du protoplasme où il se concrète ensuite en granulations plus ou moins fines. Il est bien évident que les plastes qui sont, dans les rhizoïdes, comme dans les gonimoblastes, à l'état de fins chondriocontes, ne jouent absolument aucun rôle direct dans l'élaboration de cet « amidon »; il n'y a pas de superposition possible entre les aspects filamenteux qui les caractérisent et les plages confuses, irrégulières, qui marquent, dans les mêmes cellules, les premiers stades du dépôt amylicé.

En étendant notre investigation à toutes les parties du thalle et de l'appareil fructifère des *Lemanea*, nous ne ferons que confirmer ces premières conclusions. Les cellules assimilatrices des *Pseudochantransia* renferment, comme nous l'avons dit plus haut, sur les deux tiers de

leur longueur, de grands chromatophores constituent à leur périphérie un véritable écran ; mais, sur le tiers inférieur, il n'y a généralement plus de rhodoplastes, et l'on peut observer, par cette sorte de fenêtre, les parties profondes de la cellule ; il existe là une grande vacuole où s'agitent avec rapidité quelques très fins granules que l'iode colore en brun ; jamais ces grains minuscules ne paraissent dépendants des grands chromatophores dont ils sont d'ailleurs très éloignés, et jamais non plus le réactif iodé ne décèle, sur ces plastes ou en leur voisinage, la moindre parcelle de substance amylacée.

Dans les appareils fructificateurs, l'« amidon » floridéen s'observe nettement dans les cellules incolores la couche médullaire ; il s'y présente sous forme de granules relativement volumineux, mais ne dépassant guère 3 μ , colorables en brun par l'iode, et sans biréfringence appréciable, lorsqu'on les examine au microscope polarisant. Dans certaines cellules, ils sont intracytoplasmiques ; dans d'autres ils tourbillonnent à l'intérieur de la vacuole. Les plastes, à peine pigmentés, sont parfaitement distincts et jamais on n'observe de relations entre eux et les granules amylacés. Les grains, les plus ténus comme les plus gros, sont indépendants et isolés, souvent très loin du leucoplaste.

Toutes ces attitudes diffèrent absolument de celles qui caractérisent l'amidon typique toujours d'origine mitochondriale. Par contre, les formes que revêt l'« amidon floridéen » des *Lemanea* aux premiers stades de son accumulation sont très comparables à celles qu'a décrites GUILLIERMOND à l'origine des dépôts glycogéniques des Champignons. Le glycogène typique de ces Végétaux apparaît, d'après ce savant, sous forme d'« îlots » irré-

guliers, puis de plages diffuses, entourant les vacuoles ; parfois, la substance hydrocarbonée émigre dans ces vacuoles et s'y condense en très fins granules. Tous ces aspects sont parfaitement superposables à ceux que nous avons observés ; mais, chez les Champignons, le glycogène semble incapable, comme le fait l'« amidon » des *Lemanea* dans les carpospores et les cellules de l'appareil fructifère de former des granules d'une certaine dimension. Le glycogène animal n'existe aussi qu'à l'état de solution concentrée. Mais ce ne sont pas là, à vrai dire, des différences radicales, car les solutions glycogéniques ne sont jamais parfaites ; ce ne sont que des suspensions dont les granules sont bien visibles à l'ultra microscope.

Cette condensation directe de l'« amidon » des *Lemanea* au sein du cytoplasme, sans intervention de plastes, rapproche encore cette substance du glycogène. Chez les Champignons, en effet, GUILLIERMOND a reconnu que le glycogène ne naît jamais aux dépens des chondriosomes ; il en est de même dans la cellule animale, d'après FAURÉ-FRÉMIET, LÉGER et DUBOSCO, BANG et SJÖVALL ; les travaux d'ARNOLD, d'après lesquels le glycogène se formerait sur les « plasmosomes » ne contredisent pas sérieusement les résultats de ces auteurs, car il est presque certain que les « plasmosomes » n'ont rien de commun avec les éléments du chondriome.

Enfin, pour mieux préciser nos résultats, nous avons traité des touffes de *Lemanea* par une des méthodes préconisées en histochimie pour mettre en évidence le glycogène ; c'est la méthode de VASTARINI-CRESI (1) qui, d'après

1. Fixation à l'alcool absolu. Inclusion à la paraffine. Coupes à 5 μ . Coloration par la solution :

ses auteurs, est absolument spécifique. Elle nous a donné des résultats positifs; et, dans les rhizoïdes, par exemple, nous avons obtenu, après action de la crésosofuchsine, une coloration rouge violacée des plages et des granules amylacés, identique à celle que présente le glycogène dans un foie (Grenouille) traité par le même procédé.

Ces considérations morphologiques et microchimiques prennent beaucoup d'intérêt si on les rapproche des recherches purement chimiques d'ERRERA. Ce savant a réussi à extraire la substance hydrocarbonée des *Lemanea*; il a vu qu'elle forme avec l'eau des solutions opalescentes, qu'elle présente les réactions de TROMMER et de BOETTGER, caractères qui sont tous ceux du glycogène. Il conclut que le polysaccharide de ces Algues est très analogue au glycogène.

De ce parallélisme parfait entre les résultats d'ERRERA et les nôtres, il résulte que l'amidon floridéen, selon les vues de SCHIMPER, n'a rien de commun avec l'amidon ordinaire; c'est une substance probablement voisine du glycogène, qui se distingue par divers caractères (aptitude à former de grosses granulations) du composé typique, tel qu'on le rencontre chez les Champignons et chez les Animaux.

Cette conclusion peut-elle s'appliquer à l'ensemble des Floridées? Il est difficile de répondre d'une manière

Crésosofuchsine	0 gr. 5
Alcool à 95°	100 cent. cubes
HCl	2 gr.

à chaud (35° environ), pendant un quart d'heure. Lavage à l'alcool; montage au baume. Le glycogène est coloré en rouge amarante.

absolue; mais nous penchons pour l'affirmative. Nous avons examiné des Rhodophycées marines, très éloignées systématiquement des *Lemanea* (*Lomentaria*, *Plocamium*, *Polyides*, *Gracilaria*... etc.). Nous avons constaté que les grains d'« amidon » ne se forment jamais sur le trajet des plastes (fig. 12, 4). D'autre part nous rappelons ce que nous avons dit plus haut de la destinée des plastes dans les diverses cellules impliquées dans les processus de fructification (*Delesseria*, *Gracilaria*); nous avons montré comment, après s'être décolorés, ils deviennent filamenteux ou bacilliformes, mais présentent des vésicules à parois idérophile, témoignant peut-être chez eux d'une activité élaboratrice. Étant donné qu'il y a, dans ces cellules, production considérable d'« amidon » on pouvait supposer que cette substance se formait précisément dans ces vésicules, comme l'amidon ordinaire au sein des chondriocontes. Nous avons donc traité des préparations où ces vésicules étaient bien visibles, par la solution iodo-iodurée forte. Pour obtenir des résultats concluants, il faut n'expérimenter que sur des échantillons fixés par le liquide de MEVES (ou tout autre mélange sans formol), car le fixateur de REGAUD dissout les grains d'« amidon » floridéen et bouleverse à ce point de vue toute la physionomie cellulaire. Nous relèverons au passage cette action solubilisante du formol sur la matière amylicée des Algues rouges; c'est un caractère particulier de cette substance, que ne partage pas l'amidon ordinaire, que le liquide de REGAUD conserve parfaitement. Ces précautions prises, nous n'avons jamais pu déceler dans nos vésicules mitochondriales, la moindre trace d'un corps colorable par l'iode; le réactif ne communiquait pas la plus faible teinte au contenu

des vésicules, mais mettait parfaitement en évidence, à côté, de petits grains amylacés, complètement indépendants des chondriocotes. Nous insisterons donc sur ce fait que, dans tous les exemples étudiés par nous, choisis dans les groupes les plus différents, nous n'avons jamais pu trouver des rapports directs (1) entre les plastes et la matière amylacée.

Les grains d'« amidon » de ces Floridées marines sont plus gros toutefois que chez nos Algues d'eau douce (ils atteignent jusqu'à $9\ \mu$), et, à partir de $3\ \mu\ 5$, ils montrent, comme l'avait vu VAN TIEGHEM, le phénomène de la croix noire en lumière polarisée. Leurs réactions microchimiques sont semblables à celles des granules des *Lemanea*; de même, les caractères chimiques de la substance qui les constitue, sont très voisins, selon ERRERA, qui a étudié de nombreuses espèces (*Delesseria*, *Cystoclonium*, *Callithamnion*, etc...) de ceux de l'« amidon » des *Lemanea*.

Nous concluerons donc en insistant à nouveau sur les grandes différences qui séparent l'amidon floridéen de l'amidon ordinaire. Ces différences sont d'ordre cytologique puisque ces deux substances apparaissent dans la cellule suivant des processus qui n'ont rien de commun. Elles sont d'ordre chimique, comme le montrent, aussi

1. Nous disons directs, car si l'« amidon » des Floridées est bien, comme on le pense, un produit de l'assimilation chlorophyllienne de ces Algues, il faut admettre que les plastes, agents figurés de la photosynthèse, ont, comme le supposait déjà SCHMITZ, une action *indirecte* sur la formation de cette substance. Dans cette hypothèse, il est très possible que les vésicules élaborées par les chondriocotes (qui ne sont que des rhodoplastes décolorés) renferment une substance qui diffuse dans le cytoplasme pour y subir certaines transformations chimiques, la conduisant à l'état d'« amidon ». Ceci laisserait penser que les chondriosomes sont susceptibles d'exercer une action indirecte sur les élaborations

bien les analyses d'ERRERA que nos essais microchimiques. Il est encore difficile de préciser exactement la nature de la matière amylacée des Algues rouges ; il est probable que dans le cas des Lémonéacées au moins, c'est un corps voisin du glycogène. Si, chez quelques Floridées, l'amidon se colore en bleu par l'iode comme le soutiennent certains auteurs (BELZUNG, OLTMANNS), on peut supposer qu'entre ces formes pourvues d'une substance peut-être assez rapprochée de l'amidon typique et les espèces, les plus nombreuses sans doute, où l'amidon se rapproche du glycogène, il existe tous les intermédiaires.

ARTICLE III

Vacuoles et inclusions osmiophiles dans les Floridées

A. — Vacuoles

Les vacuoles ont, chez les Floridées, une évolution remarquablement simple. Toutes les cellules du thalle de ces Algues possèdent de très volumineux éléments vacuolaires. Le plus souvent même, le cytoplasme est réduit à une mince couche pariétale, renfermant le noyau, les rhodoplastes et le chondriome, enveloppant une vaste cavité remplie de liquide.

Cependant, dans les cellules carpogoniales, dans les cellules auxiliaires, et dans les premiers éléments des gonimoblastes, les vacuoles sont de très petite taille. Elles paraissent alors, au milieu du cytoplasme épais, comme des gouttelettes assez peu nombreuses. Pour bien les mettre en évidence à ce stade, il faut les colorer

vitalemeut, au moyen d'une solution diluée de rouge neutre; on reconnaît alors que le liquide dont elles sont constituées fixe ce colorant et se teint, d'une manière diffuse, en rose plus ou moins foncé; très souvent, il se précipite à l'intérieur de la vacuole quelques grains arrondis qui retiennent, à eux seuls, presque toute la teinture en prenant une coloration rouge vif.

La substance qui forme ces inclusions présente tous les caractères de la métachromatine définie par GUILLIERMOND et A. MEYER; les corpuscules qui se déposent à l'intérieur des vacuoles sont donc des corpuscules métachromatiques, que l'on peut, d'ailleurs, colorer électivement par le bleu polychrome régressé à l'éther glycérique. Nous n'avons jamais trouvé trace d'un composé phénolique quelconque dans les vacuoles des Floridées; cette catégorie de substances, si abondantes dans presque tous les Végétaux verts, paraît ici complètement absente.

Après fixation et coloration par les méthodes mitochondriales, celle de REGAUD en particulier, les vacuoles paraissent dans les coupes comme des espaces vides au sein du cytoplasme très légèrement sidérophile. Les corpuscules métachromatiques ne sont jamais visibles par ces procédés, si la fixation est bonne; dans certains cas, où la conservation du protoplasme n'avait pas été réussie, nous avons coloré la métachromatine par l'hématoxyline ferrique; mais les corpuscules présentent alors un éclat rougeâtre caractéristique.

B. — Inclusions osmiophiles

Nous serons très bref sur cette question: la cellule des Floridées paraît en effet remarquablement pauvre en

inclusions graisseuses ou lipoïdes. De nombreuses observations post-vitales avec l'acide osmique, ainsi que l'examen d'une grande quantité de préparations fixées au liquide de MEVES ne nous ont jamais montré avec netteté l'existence de semblables formations. L'absence totale ou l'extrême pauvreté des grains osmiophiles chez les Floridées est un des caractères de la cellule de ces Algues, si particulières à tant d'égards.

CHAPITRE V

LES CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DU CYTOPLASMA DES CHARACÉES

ARTICLE I

Évolution des plastes et des chondriosomes chez les Characées

L'origine des chloroplastes et le chondriome des Characées ont déjà fait l'objet de plusieurs travaux. MIRANDE, qui a bien étudié cette question, pense que les chloroplastes dérivent de la différenciation d'éléments mitochondriaux présents dans les cellules les plus jeunes du point végétatif. Ce sont aussi des chondriosomes qui, d'après lui, forment l'amidon dans les oogones. Enfin, il montre l'existence, dans toutes les cellules de ces Algues, à côté des chloroplastes, de grains et de bâtonnets mitochondriaux indifférenciés. KOZŁOWSKI, n'admettant pas l'existence des plastes, soutient que les corpuscules chlorophylliens des *Nitella* résultent de la confluence de gouttelettes de pigment nées directement dans le cytoplasme.

Nous ne nous attarderons pas à discuter cette conception de KOZŁOWSKI, car, jusqu'ici, dans tous les groupes d'Algues étudiés, nous avons constaté jusqu'à l'évidence

que les corps chlorophylliens sont essentiellement formés par un organite, se multipliant par division, et doué d'une grande activité élaboratrice, dont le pigment n'est que le produit. Il paraît vraiment trop invraisemblable qu'il en soit tout autrement dans le seul groupe des Characées. Au contraire, les descriptions de MIRANDE, qui cadrent avec l'ensemble de nos observations sur les Algues, inspirent une grande confiance; il y avait intérêt à les vérifier, afin d'accroître notre connaissance personnelle de la cellule des Algues, et donner ainsi à nos conclusions une valeur plus générale.

Nous envisagerons d'abord à quel état se présentent les plastes et le chondriome dans les cellules du point végétatif; puis nous examinerons la destinée de ces organites dans les éléments reproducteurs.

A. — La région apicale et les cellules végétatives

Nos recherches ont exclusivement porté sur des espèces du genre *Chara*, *C. fragilis* en particulier. On sait que l'appareil végétatif des *Chara* s'édifie grâce aux divisions d'une cellule apicale. Celle-ci, isolée à l'extrême sommet du thalle, est limitée extérieurement par une membrane convexe et présente ainsi l'aspect d'une calotte plus ou moins surélevée. Par suite de sa position dégagée, il est assez facile de l'observer sur le vivant; il suffit d'écarter avec précaution les premiers verticilles foliaires qui lui constituent une enveloppe protectrice. Examinée à un fort grossissement, on aperçoit qu'elle contient en son centre un gros noyau ovoïde et pourvu d'un nucléole; à sa périphérie sont disposés une assez grande quantité de corpuscules, colorés en jaune verdâtre, et qui sont évi-

demment des chloroplastes. Il est impossible de mieux préciser son contenu, car la membrane, assez épaisse, gêne considérablement l'observation. En examinant les cellules du point végétatif, situées au dessous d'elle, on reconnaît seulement que la taille des chloroplastes augmente, et que leur teinte devient d'un vert toujours plus franc et plus accusé.

Pour obtenir d'autres détails, il est indispensable de recourir aux procédés de fixation et de coloration. Aussi nous avons fixé des points végétatifs de *Chara* dans les liquides de REGAUD et d'ALTMANN. Les objets ont été inclus dans la paraffine, puis débités en coupes longitudinales d'une épaisseur de 2 μ et celles-ci ont été colorées, soit par l'hématoxyline ferrique, soit par la fuchsine acide (KÜLL). La méthode de REGAUD est celle qui donne les meilleurs résultats; elle réussit même à peu près toujours; et, à ce point de vue, les *Chara* constituent un matériel d'étude tout à fait favorable.

La cellule apicale apparaît, dans les préparations obtenues par ce procédé (pl. XIV, fig. 1), centrée par un gros noyau nucléolé, présentant le même aspect que sur le vivant. Le cytoplasme, très dense, est creusé de quelques petites vacuoles rondes. Il renferme une grande quantité d'éléments sidérophiles, en forme de grains, de bâtonnets, plus rarement de courts filaments, flexueux, et tous d'une extrême ténuité; ce sont des chondriosomes absolument typiques. A la périphérie de la cellule, on observe une véritable bordure de corps plus volumineux, de forme arrondie ou ovalaire, intensément colorés, eux aussi, par la laque d'hématoxyline, et creusés d'une petite vésicule claire. Leur dimension, leur forme, leur localisation contre la paroi de la cellule, sont absolument celles des

chloroplastes, tels qu'ils nous apparaissent sur le frais. La vésicule dont ils sont creusés représente, comme on peut le vérifier au moyen de la solution iodo-iodurée, un grain d'amidon ; et ce fait joint à celui que, sur le vivant, ils sont pigmentés, nous permet de les considérer comme en état d'activité photosynthétique. Ainsi donc, la cellule apicale des *Chara* renferme à la fois des plastes bien différenciés et des chondriosomes sans fonction apparente. Telle n'avait pas été la conclusion de MIRANDE ; ce savant n'avait observé, dans cet élément, que des corpuscules de dimensions inégales, groupés autour du noyau et dont les plus petits, « de la taille des mitochondries », se différencient « progressivement » en chloroplastes en « émigrant par la périphérie ». Bref, MIRANDE admet que, chez les *Chara*, les plastes chlorophylliens résultent de la spécialisation de chondriosomes indifférenciés dans les cellules initiales, tandis que nous avons observé, au contraire, d'une façon indubitable, que les chloroplastes sont parfaitement formés et en activité dans la cellule apicale. Il y a, croyons-nous, possibilité de concilier ces résultats divergents ; en effet, KOZLOWSKI, ayant examiné, sur le vivant, des points végétatifs de *Nitella*, écrit que, dans certains individus adultes et bien nourris, la chlorophylle existe dans la cellule apicale, tandis que dans d'autres, encore jeunes et en voie de croissance rapide, cette cellule est incolore. Il est fort possible que la présence de plastes très différenciés dans la région initiale soit, en réalité, contingente et soumise à l'état physiologique de la plante ; MIRANDE aurait ainsi observé des *Chara* en pleine croissance comme les *Nitella* de KOZLOWSKI. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons examiné un assez grand nombre de points végétatifs de *Chara*, à des âges

divers et à des saisons différentes, mais nous avons toujours trouvé des chloroplastes dans la cellule apicale. Nous croyons donc que les observations de MIRANDE, si elles s'expliquent comme nous le pensons, se rapportent à des exemples plutôt rares. Dans la généralité des cas, il existe des chloroplastes dans la cellule apicale (1).

A mesure que l'on descend du sommet végétatif vers des régions plus âgées, on aperçoit que les chloroplastes augmentent considérablement de taille. Tout en restant localisés dans les régions périphériques de la cellule, ils s'accroissent et prennent assez rapidement la forme ovulaire lancéolée qui les caractérise. Les chondriosomes indifférenciés, au contraire, ne se modifient pas sensiblement; à peine deviennent-ils légèrement plus gros; ils ne prennent part, en tous cas, à aucun processus manifeste d'élaboration; ils présentent cependant parfois, comme l'a reconnu MIRANDE, un aspect vésiculeux qui pourrait être l'indice d'une sécrétion, à moins qu'il ne soit simplement la marque d'une fixation défectueuse, ayant altéré les chondriosomes. Nous insisterons encore sur ce fait que le chondriome indifférencié est dans toutes les cellules, même les plus âgées, d'une netteté parfaite. Les grains ou les bâtonnets mitochondriaux restent par-

1. Pendant l'impression de ce travail, nous avons eu l'occasion de nous entretenir avec M. le Professeur MIRANDE; ce dernier a bien voulu nous montrer ses préparations et nous communiquer ses notes de travail inédites. Nous avons ainsi pu nous rendre compte que M. MIRANDE a, en réalité, reconnu, avant nous, l'existence des plastes dans la cellule apicale des *Chara* et observé, d'ailleurs avec une grande précision, presque tous les faits exposés dans ce chapitre concernant l'évolution des chondriosomes et des plastes chez les Characées. Nous n'avons donc réussi, en croyant faire œuvre originale, qu'à vérifier et compléter sur quelques points les résultats obtenus par M. MIRANDE. Les recherches de ce savant n'ont, certes, jamais été publiées; il n'en était pas moins indispensable d'en souligner ici l'existence.

tout et toujours extrêmement sidérophiles ; et, à aucun moment, on ne les perd de vue, qu'ils soient disséminés dans les profondeurs du cytoplasme, ou répartis à leur périphérie au milieu des chloroplastes.

B. — Les organes de reproduction

Ils apparaissent, comme on le sait depuis longtemps, à une faible distance du point végétatif, sur les rameaux dès premiers verticilles caulinaires. L'évolution de l'oogone est différente de celle de l'anthéridie ; nous les examinerons séparément.

a) *Oogone* (pl. XV et XVI). — La première ébauche de l'organe femelle est un ramuscule tricellulaire porté lui-même par une feuille d'une verticille caulinaire ; il a la valeur d'une foliole spécialisée ; tandis que la cellule inférieure, correspondant à un entre-nœud, sert de pédicelle, celle qui la surmonte représente un nœud et formera une rosette de cinq cellules qui, en s'accroissant, fourniront le revêtement spiralé de l'oosphère ; celle-ci termine le ramuscule. Dès le début, tout cet ensemble, formé par une feuille, très jeune il est vrai, mais pourvue de chloroplastes bien différenciés, possède, lui aussi, des chloroplastes : ce sont des corpuscules vésiculeux, mêlés, dans chaque cellule, à un chondriome formé de grains et de bâtonnets. Dans la cellule internodale, qui représente le pédicelle, comme dans les éléments de la rosette, les chloroplastes continueront de s'accroître normalement ; mais, dans la cellule terminale, qui évoluera en oosphère, les phénomènes seront très différents.

Dès le début (pl. XV, fig. 1 et 2), les chloroplastes que renferme la future oosphère diminuent de taille, tandis

que les grains d'amidon se résorbent ; ils s'amincissent progressivement et deviennent rapidement si ténus qu'ils se distinguent à peine des chondriosomes ; finalement (pl. XV, fig. 3 et 4), ils se confondent complètement avec ceux-ci. Nous assistons là à un phénomène assez analogue à celui que nous avons décrit au moment de la formation des appareils reproducteurs des Floridées ; il y a dans les deux cas, une régression des plastes chlorophylliens, qui passent à l'état de chondriosomes indifférenciés. Mais la régression est bien plus accusée chez les Floridées, où les plastes primitifs sont très volumineux, que chez les Characées où ils sont, quand le processus commence, d'une taille encore assez faible. Quoiqu'il en soit, l'oosphère jeune des Characées (avant la torsion des cinq cellules de la rosette) renferme dans son cytoplasme un ensemble de grains et de courts bâtonnets, tous à peu près semblables, et très sidérophiles. C'est un chondriome sans trace d'éléments différenciés. Cet état ne dure que peu de temps. La torsion de l'enveloppe est à peine ébauchée, que l'on aperçoit, au sein du chondriome homogène, certains éléments s'allonger et prendre l'aspect de longs chondriocotes (pl. XVI, fig. 1). Un grand nombre d'entre ceux-ci forment aussitôt de petites vésicules (pl. XVI, fig. 2 et 3), dans lesquelles on peut mettre en évidence de l'amidon au moyen de la solution iodo-iodurée ; ces grains amylacés s'accroissent et deviennent rapidement volumineux ; tandis que ce processus se poursuit, certains chondriocotes, inactifs au début, élaborent, eux aussi, des vésicules amylières pendant que d'autres restent encore apparemment au repos. A ce stade (pl. XVI, fig. 4), l'oosphère apparaît donc déjà remplie de grains d'amidon de toutes les dimensions ; les premiers formés sont de

taille volumineuse, tandis que ceux qui ont été produits plus tardivement sont encore très petits. Le cytoplasme est alors comparable à un corps spongieux dont ils occupent toutes les lacunes, tandis que la trame est remplie de longs chondriocotes, destinés sans doute à poursuivre l'élaboration, et de fines mitochondries dont il convient de préciser l'origine. Au milieu des éléments mitochondriaux qui, dans la jeune oosphère, commençaient leur allongement, prélude de leur mise en activité, étaient des grains et des bâtonnets qui restaient sans changement ; pendant tout le processus élaborateur, on les voit garder cette attitude passive ; et, tout à la fin de l'évolution de l'oosphère, on les aperçoit encore, bien que plus difficilement, dispersés entre les grains d'amidon. A cette période terminale, ces derniers sont excessivement nombreux ; ils ont gardé une écorce sidérophile, sans doute de nature mitochondriale ; et, toutes ces grosses vésicules, serrées les unes contre les autres, presque polyédriques par pression réciproque, donnent au protoplasme de l'oosphère, comme l'avait déjà constaté MIRANDE, l'aspect d'un faux tissu alvéolaire (pl. XVI, fig. 5).

Ainsi, dans l'oosphère des Characées, l'amidon est formé par des chondriocotes, exactement suivant le même processus que chez les autres Végétaux. La question se pose de savoir si les corpuscules mitochondriaux qui subissent l'allongement, puis assurent la production d'amidon, sont des chondriosomes quelconques, ou si, au contraire, ce sont des organites à fonction prédestinée, momentanément confondus avec des éléments d'une valeur physiologique différente. Cette seconde hypothèse est certainement exacte. Nous connaissons trop bien maintenant toutes les fluctuations, à la fois fonctionnelles et

morphologiques, qu'éprouvent les plastes au cours du cycle évolutif, pour douter que ce soient les mêmes éléments dont, aux tout premiers stades du développement de l'oosphère, nous avons suivi la perte progressive de leur individualité, qui reparaissent ici différenciées à nouveau pour des fonctions analogues.

L'oosphère des *Chara* est encore le siège d'une abondante production d'une substance osmio-réductrice, de nature grasseuse ou lipoïde. On suit bien les divers stades de son dépôt au moyen de la méthode d'ALTMANN-KÜLL. Ce composé apparaît à peu près en même temps que l'amidon ; il se présente au début sous forme de très petites gouttelettes qui réduisent intensément l'acide osmique et sont sans rapports avec les mitochondries. Ces gouttelettes confluent et forment de grandes plages irrégulières qui remplissent plus ou moins, dans l'oosphère mûre, les interstices des grains d'amidon.

b) *Anthéridie* (pl. XIV, fig. 2 et 3). — L'anthéridie apparaît à côté de l'oogone. C'est aussi une foliole spécialisée, renfermant, dès le début, des chloroplastes bien caractérisés ainsi que des éléments mitochondriaux indifférenciés. Peu à peu, à mesure que cet organe se développe, on voit les chloroplastes diminuer de taille tandis que le grain d'amidon qu'ils renferment disparaît. Au moment où vont se différencier les filaments anthéridiens, le processus ainsi commencé évolue dans deux sens : dans les cellules pariétales et le manubrium, les plastes ayant subi la régression que nous venons d'indiquer et qui sont à l'état incolore augmentent de taille et élaborent le pigment qui donne à l'anthéridie sa teinte orangée caractéristique. Il y a là un processus analogue à

celui que l'on observe pendant l'évolution de l'anthéridie des Fucacées et dans lequel les phéoplastes, après un stade d'amincissement et de décoloration, se chargent de pigment orangé. Chez les *Chara*, ce pigment est sur les chromoplastes à l'état de granules amorphes; il présente toutes les réactions microchimiques des carotines; mais il est intéressant de noter en outre qu'après les fixations d'ALTMANN ou de MEVES, on retrouve ces granules parfaitement conservés et colorés en noir par l'acide osmique, exactement comme les points rouges des anthérozoïdes de *Fucus*, traités par les mêmes méthodes. Nous signalons donc ici un nouveau cas de réduction de l'acide osmique par la carotine, et, pour l'explication probable de ce phénomène, nous renvoyons à ce que nous avons dit à propos du point rouge (p. 127, note 1). Ajoutons enfin que, dans toutes les cellules, à côté des chromatophores, subsistent des mitochondries indifférenciées.

Dans les filaments anthéridiens, l'évolution des plastes continue sa marche régressive; et, en peu de temps, les cellules qui forment les anthérozoïdes ne contiennent plus, dans leur protoplasme, que quelques corpuscules mitochondriaux granuleux ou en courts bâtonnets (1). Il devient d'ailleurs très difficile de suivre la destinée ultérieure de ce chondriome. Pour une raison encore indéterminée, les fixateurs protoplasmiques ordinairement employés semblent impropres à l'étude des filaments anthéridiens. Nous nous sommes heurté à cette difficulté qu'avaient certainement déjà rencontrée MIRANDE,

1. Il est donc certain que l'assertion de SÂPEHIN, que les blépharoplastes observés pendant la formation de l'anthérozoïde des Characées ne sont autre chose que des leucoplastes, est erronée.

puisque'il affirme que les « cellules spermatogènes » ne renferment pas de mitochondries, et aussi MEVES car sa description de l'évolution des chondriosomes au cours de la formation des anthérozoïdes est bien imprécise.

Nous pouvons ainsi résumer les principaux résultats de notre étude :

1° Dans la cellule apicale des *Chara*, il existe de petits chloroplastes dont dérivent, par un simple accroissement de taille, tous les chloroplastes de l'individu.

2° Au cours de la formation des organes reproducteurs, ceux-ci subissent des modifications profondes : dans l'oogone, ils perdent leur pigment et changent de forme pour se confondre un instant avec d'autres éléments, présents dans toutes les cellules du thalle et qui ont tous les caractères des formations mitochondriales ; en un mot, ils passent à l'état de chondriosomes indifférenciés. Mais ils deviennent bientôt de nouveau distincts, car ils s'allongent, prennent la forme de chondrioconte et élaborent peu à peu tout l'amidon de l'oosphère ; dans les anthéridies, ils commencent aussi par se décolorer, puis ils évoluent dans deux sens : dans les cellules pariétales (y compris le manubrium), ils se changent en chromoplastes ; dans les cellules qui formeront les anthérozoïdes, ils perdent toute trace de différenciation.

3° Pendant toute cette évolution, il subsiste à côté des éléments capables d'activité sécrétoire, des chondriosomes ne se spécialisant jamais.

En un mot, le comportement des plastes et des chondriosomes chez les Characées, est très comparable à celui qu'on observe dans les autres Algues, surtout chez les Floridées.

ARTICLE II

Vacuoles et inclusions lipœides chez les Characées

A. — Vacuoles

MIRANDE a montré que les vacuoles offrent dans certaines régions du thalle (rhizoïdes par exemple) un aspect filamenteux, qui les fait ressembler à des chondriosomes. Elles sont formées par de métachromatine, et sont ainsi colorables sur le vivant. Ce caractère, comme l'a bien vu MIRANDE, les distingue des chondriocentes; elles ne gardent d'ailleurs leur aspect filamenteux que d'une façon tout à fait éphémère pour se gonfler et se fusionner très rapidement en grosses vacuoles. Dans la cellule apicale du thalle, on observe aussi que les vacuoles sont de très petite taille; elles sont de forme sphérique et renferment quelques précipités sidérophiles. Mais, deux ou trois cellules en dessous du point végétatif, ces vacuoles se sont agrandies, fusionnées, et forment de vastes cavités sans contenu apparent, à l'intérieur du cytoplasme. Elles renferment de la métachromatine, comme nous l'avons vérifié au moyen de la réaction d'A. MEYER (voir p. 95).

B. — Inclusions lipœides

Dans les cellules des *Chara*, existent des granulations osmiophiles très petites, sans doute de nature lipœide, et que l'on peut comparer à celles que nous avons décrites chez les Siphonées. Elles sont peu abondantes.

TROISIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Après avoir exposé en détail les résultats de nos recherches, il convient de les grouper systématiquement, afin de les mieux comprendre, et d'en dégager toute la signification.

Nous envisagerons d'abord quels sont, chez les Algues les caractères généraux des plastes et des chondriosomes et quelles sont les lois qui régissent l'évolution de ces organites. Nous nous arrêterons ensuite à quelques considérations du même ordre au sujet des autres éléments figurés du cytoplasme (vacuoles et précipités vacuolaires, granulations graisseuses).

Nous chercherons ensuite, parmi toutes les théories proposées pour expliquer la nature, la signification et le rôle des corps figurés du cytoplasme, s'il en est une qui soit en harmonie avec nos résultats. Ceux-ci, grâce à leur grande précision, nous permettront de discuter d'une manière très serrée ces diverses théories et de tirer des conclusions qui seront, croyons-nous, difficilement réfutables.

Après avoir ainsi bien défini le sens et la portée de nos travaux, nous montrerons comment ils permettent de

concevoir, dès maintenant, une vue d'ensemble des transformations subies par l'appareil mitochondrial au cours du développement phylogénétique des Végétaux. Cet essai de cytologie comparée sera la clôture définitive de notre travail.

ARTICLE I

Les plastes (chromatophores) et les chondriosomes

RAPPORTS QUI EXISTENT ENTRE CES DEUX SYSTÈMES D'ORGANITES

§ 1^{er}. — Formes et évolution des plastes

La forme des chromatophores des Algues est excessivement variable selon les groupes; et nous ne prétendons pas énumérer tous ces aspects différents dont l'importance est d'ailleurs absolument nulle.

Mais nous insisterons sur ce caractère extrêmement général que présentent les plastes chlorophylliens dans tous les types que nous avons examinés : leur extrême *variabilité* aux diverses phases de l'évolution d'un seul et même individu.

Cette variabilité est, à vrai dire, plus ou moins accusée selon les groupes.

Chez les Floridées, elle est, comme l'avait déjà entrevu SCHUMPER, extrêmement prononcée (1). Très volumineux, de forme extraordinairement compliquée dans les cellules assimilatrices, les plastes se modifient sous l'influence de facteurs divers, externes et internes. Parmi

1. Sauf chez les Floridées d'organisation inférieure (Bangiacées), dans lesquelles les plastes persistent pendant tout le cycle évolutif.

les premiers, la lumière exerce incontestablement une influence prépondérante; et nous avons démontré, par des cas très nets, comment, dans les régions étiolées, les plastes les plus volumineux se transforment en filaments grêles et incolores. Parmi les facteurs internes, le plus important est celui qui entre en jeu au moment de l'activité sexuelle, déterminant dans les cellules voisines du carpogone une régression des plastes, du même type que celle produite par le manque de lumière, mais beaucoup plus accusée.

Chez les Characées, il existe des phénomènes analogues, très nets au moment de la formation des organes reproducteurs, surtout de l'oogone; nous rappelons la rapide diminution de taille que subissent les plastes dans l'oosphère jeune pour prendre l'aspect de petits bâtonnets et ensuite de longs filaments.

Chez les Phéophycées, par contre, la variabilité des plastes est assez faible: très volumineux dans les régions assimilatrices, ils le sont beaucoup moins dans les cellules embryonnaires, mais leur forme reste partout à peu près la même; celle d'un ovoïde; il faut cependant noter que, pendant la formation des anthérozoïdes, chez les Fucacées, les phéoplastes subissent une régression complète, aussi accusée que chez les Floridées ou les Characées.

Nous insistons sur ce fait capital, que cette décoloration des chromatophores, accompagnée d'un amincissement prononcé est un phénomène très général et qui peut être, dans tous les cas, suivi de très près. Cette donnée, d'une grande importance, doit donc être désormais considérée comme parfaitement établie.

Mais les plastes subissent les modifications inverses.

Leur régression à l'état de bâtonnets ou de filaments n'indique pas leur dégénérescence; car, à partir de cette forme réduite, ils sont capables de s'accroître à nouveau pour reprendre leur taille volumineuse et les contours compliqués qu'ils avaient perdus. C'est ainsi que, chez les Floridées, les bâtonnets ou les grains du carpogone ou des cellules auxiliaires, issus des plastes auparavant bien colorés que renfermaient ces cellules, s'accroissent de diverses manières pendant le développement des gonimoblastes pour former les chromatophores de la carpospore et du nouvel individu. C'est ainsi également que les filaments existant à certaines phases de l'évolution de l'anthéridie des Fucacées et qui résultent de la décoloration des phéoplastes, grossissent, aux stades ultérieurs, pour former des chromoplastes chargés de carotène. Nous avons montré qu'un processus analogue prend place au début du développement de l'anthéridie des Characées, au moment de la formation des cellules pariétales (*manubrium*) à pigment orangé. Nous pourrions multiplier les exemples : tous prouvent cette variabilité essentielle des chromatophores qui, selon qu'ils élaborent du pigment ou qu'ils demeurent inactifs, sont très volumineux, ou, au contraire, très ténus (filamenteux, bacilliformes, etc.) et présentent toutes les transitions possibles entre ces deux états, en correspondance exacte avec leur degré d'activité.

Les Siphonées semblent, au premier abord, échapper à cette règle ; dans toutes les régions de leur thalle, en effet, il existe des chloroplastes différenciés et très colorés. Ici donc la variabilité des chromatophores est inexistante, et les lois de l'évolution des plastes, que nous venons d'énoncer comme si générales seraient-elles en

défaut? Il n'en est certainement rien. Les Siphonées que nous avons étudiées ont un thalle d'une extrême simplicité, dont toutes les parties sont identiques au point de vue fonctionnel; chez les *Vaucheria*, les *Bryopsis* ou les *Codium*, rien qui soit comparable à ces régions, si évidemment différentes par leur physiologie, que sont les rhizoïdes des Algues rouges ou les cellules profondes des *Fucus*. La variabilité des chromatophores étant, avant tout, fonction de la diversité organique de l'individu, ils seront partout identiques à eux-mêmes dans un thalle dont toutes les parties sont identiques à elles-mêmes; ils seront au contraire très variés d'aspect dans un thalle de structure complexe, formé de régions très différentes.

Les faits que nous venons de mettre en évidence sont très importants; beaucoup moins nets chez les Végétaux vasculaires, où l'on recrutait jusqu'ici presque exclusivement les objets de recherches, ils étaient à peu près inconnus.

On sait en effet que, dans ces plantes, tous les organes proviennent de l'activité de tissus indifférenciés, embryonnaires, qui se continuent à travers toutes les générations: ce sont les méristèmes, qui produisent les bourgeons, feuilles, inflorescences, comme le montre le schéma classique de SACHS (1); et ces organes, une fois adultes, sont voués à la dégénérescence totale, sauf certaines enclaves, restées embryonnaires, et qui sont le point de départ des organes reproducteurs.

Il est donc parfaitement compréhensible qu'un savant comme MEVES, dont la compétence dans toutes les questions de cytologie ne saurait être mise en doute, considère

(voir p. 11) que les chloroplastes des cellules adultes sont des différenciations intracellulaires inertes, incapables d'activité propre et dont la seule destinée sera la dégénérescence ; il les assimile plus ou moins, sous le nom de « formations paraplasmiques », aux différenciations de la cellule animale, aux myofibrilles, par exemple.

L'étude des Algues révèle l'erreur de cette conception. Chez des plantes vasculaires, on a d'ailleurs observé des faits très analogues à ceux que nous venons de mettre en évidence, mais moins généraux et d'une ampleur moins grande : ainsi EMBERGER a reconnu que les chloroplastes présents dans toutes les cellules de l'ébauche du sporange des Fougères, perdent leur chlorophylle dans les cellules-mères primordiales pour prendre l'aspect de filaments très ténus ; puis, à la germination, ces filaments grossissent, se pigmentent et reproduisent les plastes dans le tube germinatif.

Il est donc évident que les plastes sont des organites autonomes et permanents (1), comme l'avaient si bien entrevu SCHMITZ et SCHIMPER ; leurs résultats n'étaient sûrs que pour les Chlorophycées ; mais l'on peut considérer maintenant comme définitivement acquis que, dans tous les groupes d'Algues, tout plaste provient d'un plaste préexistant, c'est à dire d'un autre organite présentant, sinon la même forme que lui, du moins des propriétés physiologiques identiques.

1. Dans le domaine des Protistes, on connaît des cas de non-persistance des plastes, c'est à dire des cas où des individus décolorés naissent de formes pigmentées, par une division à laquelle le chromatophore ne prend pas part. Ces individus sont donc *absolument* dépourvus de plastes ou de dérivés de ces organites, et c'est à ces cas que nous réserverons le terme, créé par CH. TERNETZ, d'*apoplastidie*. Mais ces formes apoplastidiques ont une vitalité très diminuée et paraissent vouées à la dégénérescence (PASCHER).

§ 2. — Formes et évolutions des chondrisomes (inactifs dans la photosynthèse)

Nous avons constamment rencontré, dans toutes les cellules des Algues, des corpuscules arrondis ou en forme de bâtonnets, toujours décelables dans les préparations obtenues par les méthodes mitochondriales, et souvent mêmes visibles sur le frais, ce qui nous donne une certitude complète quant à leur existence réelle. Quelle signification leur accorder ? Nous rappelons quels sont les principes qui doivent guider le cytologiste en pareille matière : un élément intracellulaire se caractérise par ses propriétés biologiques générales (organite « vivant », se multipliant exclusivement par division, ou inclusion « inerte »), par sa morphologie et par ses réactions histochimiques. Or, BENDA et MEVES ont établi l'existence, dans la cellule animale, de corpuscules se reproduisant exclusivement par bipartition, ayant l'aspect de grains, de bâtonnets ou de filaments, très sensibles enfin à l'action des substances, telles que l'acide acétique, qui les détruisent ; les formations intracytoplasmiques présentant simultanément ces trois caractères ont reçu, depuis MEVES, le nom de chondriosomes. D'autres auteurs (FAURÉ-FRÉMIET, REGAUD, etc.) les ont retrouvés dans des cellules très diverses, et ont précisé leurs caractères microchimiques : ils ont montré leur solubilité dans l'alcool, l'action favorable qu'exercent les sels de chrome sur leur mise en évidence, leur incapacité de fixer les colorants vitaux usuels, la forme vésiculeuse qu'ils présentent en s'altérant. Les corpuscules arrondis et en forme de bâtonnets

que nous avons rencontrés dans toutes les cellules des Algues, possèdent exactement tous ces caractères : ce sont des organites « vivants », se multipliant uniquement par division ; leur aspect est tantôt celui d'un grain (*Vaucheria*, *Bryopsis*, *Fucus*, Floridées à certains stades de leur développement), tantôt celui d'un bâtonnet (Floridées diverses), tantôt celui d'un filament (*Codium*, *Cladostephus*) ; et, très souvent, ces formes sont toutes représentées dans une même cellule ; ils sont incapables de fixer les colorants vitaux usuels, sont détruits par les fixateurs à base d'acide acétique ou d'alcool, mais particulièrement bien conservés après chromisation ; enfin leurs formes d'altération sont vésiculeuses. Il ne peut donc rester aucun doute sur la signification à leur accorder : ce sont des chondriosomes typiques ; et, s'il en était besoin, l'opinion si autorisée de MEVES nous confirmerait encore dans la justesse de notre détermination, puisque ce savant (1917) a décelé chez diverses Algues (*Vaucheria*, *Bryopsis*, *Ceramium*) des grains et des filaments, paraissant bien identiques à ceux que nous avons observés nous-même, et qu'il considère comme représentant des formations « plastochondriales ». Enfin nous noterons ici que GUILLIERMOND a récemment obtenu des résultats comparables en mettant en évidence, dans de tout autres Algues (Conjuguées et Diatomées), des chondriosomes absolument typiques à côté des chromatophores.

On peut donc considérer comme établie l'existence, dans toutes les cellules des Algues, de chondriosomes typiques, présentant tous les caractères de ceux qui ont été décrits pour la première fois par BENDA, puis par MEVES.

Nous avons dit, au cours de notre exposé historique,

que les formations mitochondriales jouent, au sein du protoplasme, le rôle d'agents élaborateurs de substances diverses. Or, nous n'avons presque jamais constaté, dans aucune des Algues étudiées, des indices d'une activité des chondriosomes ; et nous avons décrit des cas, celui des Fucacées, par exemple, où le chondriome est tout entier sous la forme granuleuse, qui, selon plusieurs cytologistes, RUBASCHKIN en particulier, est celle que revêtent les chondriosomes pendant leurs périodes de repos. C'est pourquoi nous avons couramment désigné ces éléments mitochondriaux des Algues avec les termes de chondriome inactif, mitochondries inactives dans la fonction chlorophyllienne, etc., qui, d'ailleurs, signifient seulement dans notre pensée que ces chondriosomes n'élaborent pas *manifestement* ; car il est certain que leur existence ne saurait être comprise s'ils n'assuraient pas une fonction quelconque au sein du protoplasme, s'ils restaient spectateurs inertes et inutiles du métabolisme cellulaire ; d'ailleurs ils montrent parfois des indices d'activité (mitochondries vésiculeuses des *Chara*) ; mais cette fonction nous est encore cachée, contrairement à celles, que nous connaissons toujours plus ou moins précisément, de la plupart des autres chondriosomes.

Nous noterons encore que, dans les Algues, les formes de ces chondriosomes inactifs sont souvent moins typiques que celles des éléments mitochondriaux des Animaux et des Champignons. Tandis qu'ils affectent fréquemment, dans ces groupes, la forme de chondriocontes, parfois très longs, cet aspect est plus rare dans les Algues, où prédominent les formes granuleuses et en bâtonnets, et, en outre, un peu plus ténues.

Et c'est ainsi que, sans pouvoir contester, pour les raisons indiquées plus haut, leur nature mitochondriale, nous sommes obligé de noter que ces organites granuleux ou filamenteux de la cellule des Algues, ont, au moins quand on considère toute leur évolution, une allure, une physionomie un peu particulière, qui tient précisément à l'absence d'un cycle sécrétoire visible dans cette évolution.

§ 3. — Rapports entre les plastes (chromatophores)
et les chondriosomes

Il se produit cependant, dans la cellule des Algues, des élaborations remarquables qui ont pour substratum des organites actifs, « vivants », et ne se multipliant que par bipartition. C'est à ces organites que nous avons réservé jusqu'ici le nom de plastes ; dans tous les groupes ils sécrètent la chlorophylle et les pigments qui lui sont associés, dont certains, comme les carotines, sont, dans quelques cas, produits isolément ; ce sont eux aussi qui élaborent l'amidon (*Codium*, *Bryopsis*, oosphère des *Chara*) ; ils sont enfin capables d'engendrer des composés lipo-graisseux (*Vaucheria*). Leur rôle est certainement encore plus étendu : nous avons insisté, en effet, sur les vésicules formées par ces plastes, au moment de leur régression, dans les cellules des Floridées, impliquées dans les processus de fructification ; nous ignorons ce que renferment ces vésicules, mais il est possible, nous l'avons dit, que ce soit une substance destinée à se transformer en « amidon floridéen » après s'être déversée dans le cytoplasme. Cette observation nous prouve, en tout cas, que le pou-

voir élaborateur des plastes n'est pas limité aux composés bien définis que nous avons énumérés ; il est certainement bien plus étendu, et beaucoup d'inclusions intracellulaires naissant, sans doute possible, en dehors d'eux, sont peut-être, en dernière analyse, des produits indirects de leur activité, comme résultant de la transformation sur place d'une substance qu'ils auraient élaborée.

Or, il est un fait très remarquable sur lequel il convient d'attirer l'attention : dans un grand nombre d'Algues, les plastes en élaboration ont une forme sphérique ou rubanée qui est celle de très grosses mitochondries ou de chondriocontes géants. De plus, dans certaines conditions, les plastes cessent plus ou moins de sécréter ; ils changent de forme et prennent l'aspect de grains, de bâtonnets et de filaments ; ce qui revient à dire qu'ils prennent l'aspect des chondriosomes inactifs, et non seulement leur aspect, mais encore leurs réactions histo-chimiques les plus caractéristiques, comme nous l'avons montré maintes fois. Nous en arrivons donc à cette notion qu'en perdant leur activité élaboratrice les plastes se confondent avec d'autres éléments qui, eux, sont toujours au repos, autrement dit que, dans une cellule où les sécrétions sont suspendues, il n'existe plus, *aux yeux de l'observateur inaverti*, des plastes et des chondriosomes, mais *uniquement* des chondriosomes. Dans certains cas, la confusion est complète : c'est ainsi que, dans l'osphère des *Chara*, cas particulièrement schématique (fig. 13), après la régression des chloroplastes, et avant l'apparition des amyloplastes, le protoplasme paraît rempli d'un ensemble d'éléments granuleux et bacilliformes, tous semblables, et entre lesquels toute distinction est impossible. Dans d'autres cas, dans les

cellules carpogoniales des *Lemanea*, par exemple, l'identité n'est plus aussi absolue, au point de vue morphologique, entre les plastes régressés et les chondriosomes, l'observateur averti reconnaît que les premiers sont légè-

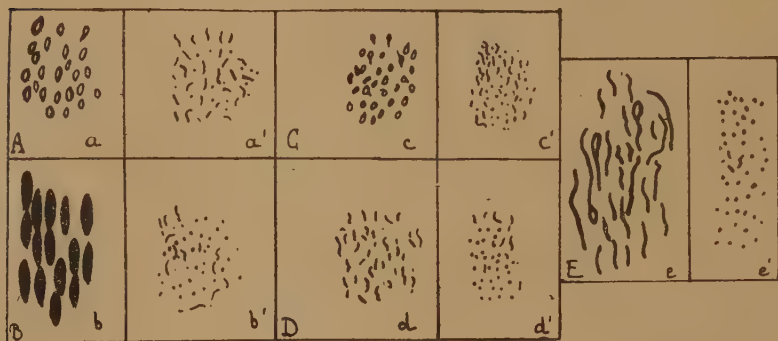


FIG. 13. — Forme des plastes et des chondriosomes dans les Characées.

- A. Cellule apicale. — a, plastes ; a', chondriosomes.
 B. Cellules assimilatrices adultes. — b, plastes ; b', chondriosomes.
 C. Oosphère au début de son évolution. — c, plastes (en voie de régression, comparer avec a) ; c', chondriosomes.
 D. Oosphère immédiatement avant la torsion. — d, plastes ; d', chondriosomes ; remarquer les formes identiques des deux catégories d'organites.
 E. Oosphère immédiatement après la torsion. — e, plastes ; e', chondriosomes.

rement plus épais que les autres ; mais un cytologiste qui ne serait pas spécialement au courant de l'évolution des plastes chez les *Lemanea* n'établirait certainement pas de distinction parmi les grains et les bâtonnets que contiennent, à ce stade, les cellules carpogoniales (voir fig. 14). Dans d'autres cas enfin, par exemple dans le syncytium des *Delesseria*, les plastes ne sont pas plus volumineux que les chondriosomes inactifs ; ils n'ont pas une forme différente : tous ces éléments sont en effet granuleux ou filamenteux ; leur sidérophilie est la même ; mais, malgré toutes ces ressemblances, les plastes se distinguent des chondriosomes, parce qu'ils sont creusés

d'une petite vésicule, indice de leur rôle élaborateur. Et, en dernière analyse, il est bien clair que c'est uniquement cette fonction sécrétrice qui sépare les éléments que nous avons appelés plastas de ceux que nous avons appelés chondriosomes; dès que l'élaboration s'arrête, le plaste prend l'aspect mitochondrial; dès qu'elle recommence, il se distingue à nouveau. La seule conclusion possible est qu'il faut définir les plastas comme des chondriosomes, mais des chondriosomes doués d'une activité élaboratrice manifeste; celle-ci seule, et les produits qu'elle engendre, permettent de les distinguer momentanément des éléments mitochondriaux inactifs. Mais nous avons prouvé plus haut que les plastas sont des organites autonomes et permanents et que tout plaste provient d'un plaste préexistant;

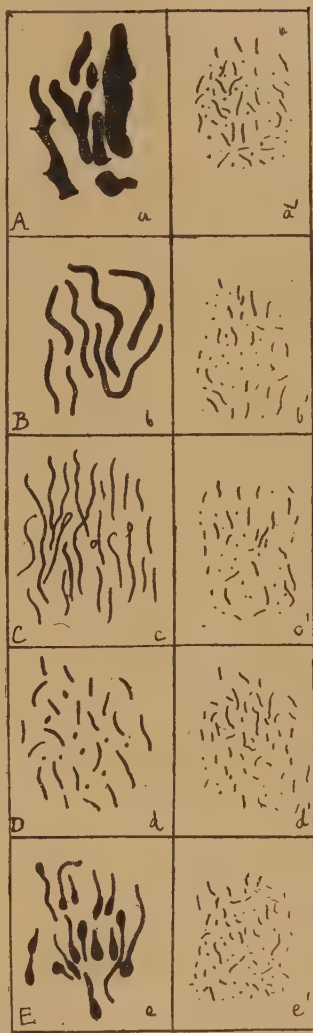


FIG. 14. — Formes des plastas et des chondriosomes dans les Floridées (*Lemanea*).

- A. Cellules assimilatrices différenciées. — *a*, plastas; *a'*, chondriosomes.
 B. Cellules carboxoniales en voie de formation. — *b*, plastas, commençant à perdre leur pigment (en forme de gros chondriosomes); *b'*, chondriosomes.
 C. Cellules carboxoniales à un état plus avancé de leur évolution (ou cellules des rhizoïdes). — *c*, plastas, sous forme de longs chondriosomes; *c'*, chondriosomes.
 D. Cellules carboxoniales à maturité; *d*, plastas; *d'*, chondriosomes; la différence morphologique entre ces deux catégories d'organites n'est plus que très peu marquée.
 E. Cellules sporogènes. — *e*, plastas recommençant à sécréter (formation de rhodoplastes); *e'*, chondriosomes.

nous dirons donc, ce qui sera la seule manière d'adapter



FIG. 15. — Formes des chloroplastes et des chondriosomes dans les Fucacées.

- a : phéoplastes; a' : chondriosomes; dans la cellule apicale.
 b : phéoplastes; b' : chondriosomes; dans les cellules assimilatrices.
 c : phéoplastes; c' : chondriosomes; dans les tissus profonds.
 d : phéoplastes; d' : chondriosomes; dans l'oogone.
 e : phéoplastes; e' : chondriosomes; dans l'antheridie.

cette définition à la précédente : *les plastes sont des chondriosomes d'une variété spéciale, adaptée à des fonctions élaboratrices manifestes*. Et notre conclusion générale sera la suivante : il existe dans les cellules des Algues deux catégories de chondriosomes : les uns restent identiques à eux-mêmes pendant tout le cycle évolutif; les autres sécrètent des produits variés qui changent leur aspect et les rendent parfois méconnaissables. Mais ces deux variétés, basées uniquement sur des caractères physiologiques, jouissent des mêmes propriétés biologiques générales; elles possèdent, en dernière analyse, les mêmes caractères morphologiques et histochimiques (1), elles constituent, toutes deux, le chondriome des différentes cellules.

La rigueur de nos démonstrations sera renforcée encore par le rapide examen d'autres cas. Envisageons par exemple les faits tels qu'ils se présentent chez les Fucacées (fig. 15). Ici nous avons la

1. En effet, si les chloroplastes sont plus résistants que les autres chondriosomes à l'action des fixateurs non mitochondriaux, cela paraît

certitude absolue que les plastes sont bien des organites autonomes puisqu'ils ont toujours une forme spéciale, différente de celle des mitochondries inactives; nous avons la preuve non moins complète qu'ils sont bien des chondriosomes, au même titre que ces mitochondries, puisque, dans les cellules embryonnaires, ils deviennent très fragiles sous l'action de l'alcool et de l'acide acétique, parfois presque bacilliformes et s'altèrent en se transformant en vésicules, et que, dans l'anthéridie, en plus de ce chimisme caractéristique, ils prennent la forme de chondriosomes typiques.

Quant aux Siphonées (fig. 16), leur cas n'est pas aussi schématique que les précédents, par suite du fait que, chez ces Algues, les chloroplastes restent toujours différenciés. Mais ce dispositif, comme nous l'avons d'ailleurs, déjà laissé entendre, ne contredit en rien nos conclusions : puisque c'est le produit sécrété qui, seul, distingue les chondrio-

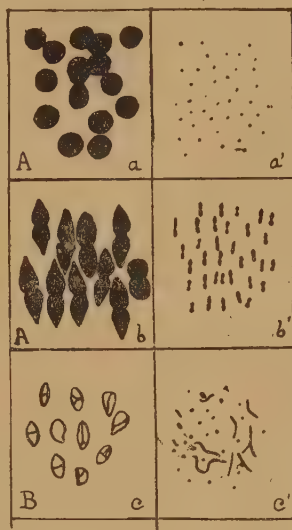


FIG. 16. — Formes des chloroplastes et des chondriosomes dans les siphonées.

A. dans *Vaucheria terrestris*.

a : chloroplastes au repos.

a' : chondriosomes au repos.

b : chloroplastes en division.

b' : chondriosome en division.

B. dans *Codium tomentosum*.

c : chloroplastes.

c' : chondriosomes.

tenir uniquement, comme l'a montré GUILLIERMOND, à la présence de la chlorophylle, qui joue un rôle protecteur. PÉNSA avait déjà insisté sur les caractères histochimiques particuliers que ce pigment confère aux plastes : ils ne s'imprègnent en effet, par les méthodes argentiques qu'au moment où ils commencent à verdier.

somes de la variété élaboratrice des autres éléments mitochondriaux, il est aisé de comprendre que chez les *Vaucheria*, les *Codium* ou les *Bryopsis* où la chlorophylle existe en permanence, les chondriosomes actifs seront aussi différenciés en permanence. D'ailleurs, en examinant attentivement les choses, on reconnaîtra que, même chez les Siphonées, les relations étroites qui font des plastes et des chondriosomes, deux variétés d'un même ensemble, sont parfaitement reconnaissables : ainsi, à l'état de repos, les plastes sont arrondis ; les mitochondries ont l'aspect de sphérules ; à l'état de division, les plastes sont allongés et marqués d'une constriction équatoriale, les mitochondries ont, comme eux, la forme d'un fuseau, où se dessine à l'équateur, le sillon de bipartition (fig. 16 *b*, *b'*). Les formes de ces deux catégories d'organites sont donc tout à fait semblables ; seules, leurs dimensions diffèrent. Peut-être est-il encore plus intéressant de souligner que, dans une région donnée du thalle, la division des plastes est toujours accompagnée de celle des mitochondries ; un synchronisme constant et complet existe dans les bipartitions subies, à un même endroit, par ces deux variétés d'éléments, ce qui prouve bien que les facteurs déterminant la multiplication des uns agissent, dans le même sens, sur les autres. Il faut remarquer enfin, que le cas des Siphonées se rattache à celui des Floridées et même des Characées par l'intermédiaire des Phéophycées. On sait en effet que, dans ces Algues, la chlorophylle persiste pendant toute l'ontogenèse (exception faite, bien entendu, de l'anthéridie des Fucacées), mais en quantité inégale ; dans la cellule apicale, les cellules des régions profondes, les cellules sexuelles, les chloro-

plastest sont moins surchargés de pigment que dans les régions périphériques : corrélativement, ils sont plus fragiles, plus petits, plus effilés, et manifestent par là leur nature mitochondriale; ils gardent toutefois, malgré cela, avec une teinte verte accentuée, une forme peu différente de celle des plastes assimilateurs.

Mais nous allons donner à nos conclusions une extension encore plus grande.

Nous avons déjà fait allusion, à plusieurs reprises, aux travaux de GUILLIERMOND sur les Conjuguées et les Diatomées. Les plus récents résultats obtenus par ce savant, nous montrent que dans la cellule de ces Algues il existe généralement, au voisinage du noyau, un amas de chondriosomes en forme de filaments ou de bâtonnets; à la périphérie de la cellule se trouvent, chez les Diatomées, les plastes de teinte brune, et chez les Conjuguées, le chromatophore unique (fig. 17). Ce dernier est un organe excessivement complexe et très volumineux constitué par une sorte de treillis de fines fibrilles enchevêtrées; sur ce réseau, on voit, à certains endroits, les pyrénoides entourés de leur auréole amylacée. Il est évident qu'une semblable formation ne présente, à première vue, que des rapports bien éloignés avec des chondriosomes; cette impression est encore renforcée si l'on considère que ce chromatophore reste identique à lui-même dans toutes les régions du thalle, et, nous savons qu'il apparaît, avec tous ses caractères, dans la première ébauche du tube germinatif.

Pour comprendre la valeur et la signification de ce chromatophore, il suffit d'appliquer les principes que nous avons développés depuis le début de ces discussions. Le thalle des Conjuguées, d'une Spirogyre par exemple,

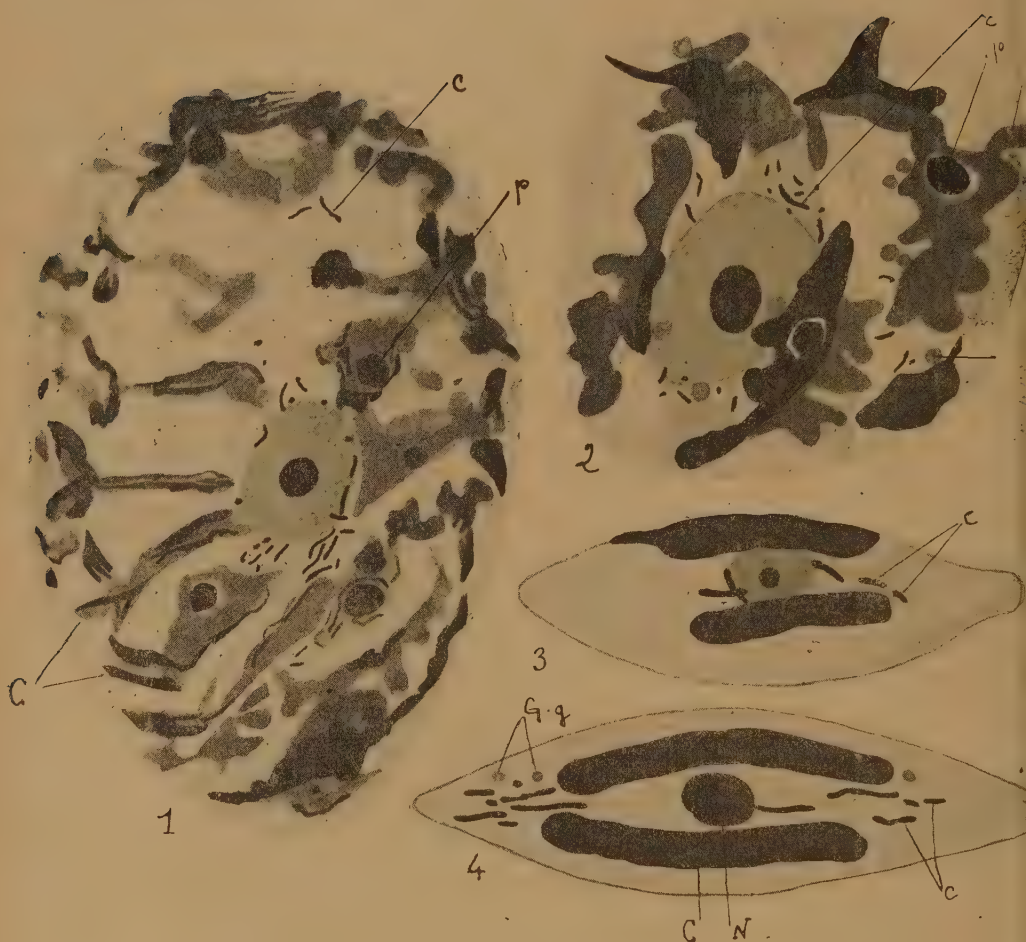


FIG. 17. — Chromatophore et chondriosomes chez les Conjuguées et les Diatomées.

1. Coupe dans une cellule de *Spirogyra*. Le chromatophore (C) sectionné en des points très nombreux de son trajet, se présente avec l'aspect de lames très irrégulières sur lesquelles on voit des pyrénoïdes (p). Autour du noyau, les chondriosomes sont très nombreux.
2. Id. Mais à un plus fort grossissement.
3. Diatomée. Remarquer les chondriosomes, bien visibles autour du noyau, entre les deux chromatophores.
4. Id. G : chromatophore; c : chondriosomes; Gg : globules graisseux; N : noyau.

(D'après GÜILLIERMOND).

est quelque chose d'extrêmement simple ; aucune différenciation anatomique ou fonctionnelle n'est saisissable dans les filaments uniformes, dépourvus même de ramifications, qui les constituent ; rien d'étonnant, par conséquent, si le chromatophore ne varie pas. Il suffit de chercher, parmi les Algues vertes à chromatophore complexe, un type dont le thalle soit quelque peu différencié physiologiquement. Le groupe des Chætophoracées satisfait à cette condition ; c'est pourquoi nous avons sommairement examiné le comportement des chromatophores dans le thalle des *Draparnaldia* (*D. glomerata*). C'est un thalle fort complexe, constitué, à l'état adulte, par un axe très allongé, formé d'une file unique de cellules, portant de distance en distance des bouquets serrés de filaments ramifiés dont chacun se termine par un long poil incolore. A l'état jeune, les *Draparnaldia* ont un appareil végétatif bien plus condensé, présentant l'aspect d'un petit glomérule arrondi, mucilagineux, solidement adhérent aux supports variés (plantes aquatiques, etc.) sur lesquels il se développe ; à ce stade, l'axe n'est pas encore formé et le thalle consiste essentiellement en un bouquet de filaments ramifiés. Les cellules dont se composent ces filaments renferment chacune un volumineux chromatophore, pourvu d'un ou plusieurs pyrénoides ; dans les préparations fixées et colorées par la méthode de REGAUD, on reconnaît que ce chromatophore, absolument analogue à celui des Conjuguées, possède une structure fibrillaire caractéristique : à la base du thalle, les filaments se différencient pour former un petit feutrage adhérent au substratum, assez comparable au protonema des Lémanéacées ; dans cette région, les cellules sont beaucoup moins intensément colorées, le

chromatophore a en effet une superficie moindre ; il garde parfois sa constitution fibrillaire ; mais, souvent, il se réduit au point de prendre l'aspect d'un étroit ruban, interrompu par des varicosités où se maintiennent les pyrénoïdes, et coloré en vert pâle (fig. 18, 5) ; il rappelle

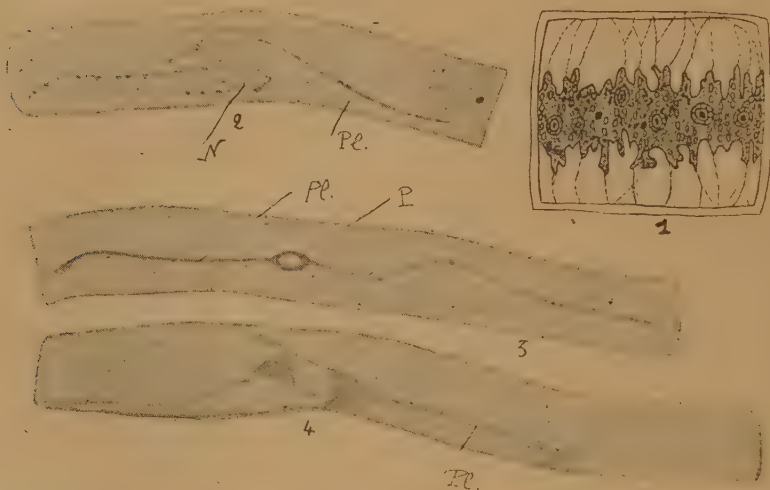


FIG. 18. — Formes des chloroplastes chez *Draparnaldia*.

1. Chromatophore d'une cellule de l'axe principal d'un thalle de *Draparnaldia* (d'après SCHMITZ).
2. Dans une cellule d'un poil.
3. — — — — —
4. Dans les filaments radicaux.

N, noyau ; Pl, plastide ; P, pyrénoïde.

un peu ainsi les rhodoplastes des *Pseudochantransia*. En examinant dans la partie opposée du thalle l'extrémité des rameaux végétatifs, on observe des processus très intéressants ; ces rameaux se terminent par de longs poils absolument hyalins, dont les cellules sont peu nombreuses et fort allongées ; à un puissant grossissement on y distingue un noyau, situé à la partie médiane, et, dans

le cytoplasme, des éléments filiformes d'une réfringence peu accentuée, mais d'une grande ténuité (fig. 18, 2, 3). La signification de ces filaments est facile à trouver : dans un rameau dont la croissance est achevée, on observe, en se rapprochant de la base du poil, qu'ils s'épaississent rapidement, se chargent de pigment vert et se réunissent bientôt, au niveau du noyau, en une plaque unique où se dessine le pyrénioïde ; mais cette zone de conrescence conserve encore, de part et d'autre, de longues apophyses assez ténues, restes épaissis des filaments primitifs ; le chromatophore continuant à s'accroître, ces prolongements disparaissent peu à peu, et les cellules prennent leur aspect définitif d'éléments chlorophylliens assimilateurs. Dans les rameaux encore très jeunes, le poil hyalin est séparé de la région assimilatrice par une zone de croissance, véritable méristème intercalaire, dont les cellules incolores, presque cubiques, possèdent un gros noyau et un cytoplasme épais creusé de quelques petites vacuoles ; on devine dans ces cellules, à un fort grossissement, une striation irrégulière qui paraît causée par la présence de filaments peu réfringents ; en descendant vers la région chlorophyllienne, on voit apparaître dans ces cellules, des taches vertes, plus ou moins bacilliformes, qui, en confluant, produisent les grands chromatophores ; en remontant, au contraire, vers l'extrémité filiforme, on n'observe qu'un allongement progressif des cellules, où l'on distingue maintenant, avec netteté, les plastes filamenteux.

Les ressemblances sont nombreuses entre le comportement des plastes chez les Floridées et l'évolution des chromatophores chez cette Chætophoracée ; dans les deux groupes, on remarque la même facilité des chloro-

plastés à prendre la forme filamenteuse, et à garder cet aspect dans les cellules embryonnaires. Cette forme est celle des chondriosomes et nous nous sommes assuré que, chez *Draparnaldia*, ces filaments présentent la fragilité habituelle des formations mitochondriales vis à vis des réactifs. On peut donc dire que, chez les Chætophoracées comme chez les Floridées, les plastés proviennent de la transformation de chondriosomes. Mais chez les Chætophoracées, les chromatophores sont particulièrement compliqués ; ils résultent d'une confluence de chondriocontes d'abord dispersés, puis de l'accroissement du corps ainsi formé. Cette concrescence explique que, chez ces Algues, le chloroplaste soit unique et de structure si complexe ; elle nous montre qu'il représente l'ensemble des éléments mitochondriaux de la variété active ; et, à ce titre, on pourrait le comparer à un nebenkern, ce corps unique existant dans beaucoup de spermatozoïdes et résultant de la fusion de tous les chondriosomes, primitivement isolés, des spermatocytes. Mais, dans les Algues vertes, le corps mitochondrial unique provient de la soudure d'une partie seulement des chondriosomes. La variété inactive ne prend aucune part à ce processus, non plus qu'elle ne participe à l'évolution plus simple des plastés dans les autres groupes d'Algues que nous avons examinés. Notre étude sommaire des Chætophoracées explique ainsi, d'une façon positive, la nature et la signification du chromatophore complexe des Conjuguées ; elle n'apporte d'ailleurs sur ce point, que la confirmation, par l'observation, des idées de GUILLEMOND, qui a toujours considéré cet organe comme un chondriome condensé. Mais nos recherches montrent surtout que ce type de chromatophore, encore que très

particulier, n'est pas absolument spécial et peut être rattaché, grâce à la connaissance de son évolution chez les Chætophoracés, aux plastes si volumineux et *souvent anastomosés*, que l'on rencontre dans les cellules assimilatrices de beaucoup de Floridées.

Nous avons donc maintenant une connaissance complète de l'évolution des chromatophores et du chondriome chez les Algues. Nous savons, avec une certitude et une netteté très grandes, parce que basées sur un faisceau de preuves irréfutables, que ces chromatophores sont des chondriotes doués d'une grande activité élaboratrice dans un sens déterminé ; pour exercer ce rôle sécréteur, ils changent le plus souvent de forme et revêtent, par des processus divers (accroissements de taille très variables, accompagnés ou non de leur concrescence plus ou moins étroite) les aspects compliqués qu'on leur a depuis longtemps reconnus. Lorsque l'élaboration se ralentit, la forme du plaste se simplifie aussitôt, et, lorsqu'elle s'arrête, cet organe reprend son aspect primitif de chondriosome.

Les éléments mitochondriaux sécréteurs ne représentent pas *tout* le chondriome mais seulement une partie spécialisée de ce système ; d'autres éléments, grains, bâtonnets, filaments, ayant, eux aussi, tous les caractères des chondriosomes, coexistent avec ces plastes et se retrouvent à leurs côtés, sans changement, dans les cellules les plus différenciées.

Mais nous avons étudié tous les corps figurés du cytoplasme ; et la cellule des Algues en renferme d'autres que les plastes et les chondriosomes ; ce sont, très généralement, les vacuoles et les inclusions lipoïdes.

ARTICLE II

Vacuoles et inclusions lipéoïdes§ 1^{er}. — Les vacuoles

Nos recherches apportent moins de données sur les vacuoles que sur les chromatophores. Dans toutes les Algues étudiées, elles apparaissent en effet avec une forme extrêmement simple. Ce sont des inclusions plus ou moins volumineuses formées par une solution complexe, mais toujours aqueuse et renfermant des cristoïdes, comme en témoigne son pouvoir osmotique. Dans la plupart des cas, ces vacuoles sont volumineuses ; chez les Siphonées, ce sont de vastes cavités occupant une grande partie du filament, où le cytoplasme est réduit à une mince couche pariétale. Il en est de même dans les cellules végétatives adultes des Characées et des Floridées, où le protoplasme ne forme qu'un revêtement peu épais sur la face interne de la membrane, enveloppant une vacuole énorme qu'il traverse d'ailleurs de quelques fins trabécules. Chez les Phéophycées le cytoplasme n'est pas plus abondant, mais il se dispose en une grande quantité de minces lamelles et de fins trabécules qui s'entrecoupent dans tous les sens et limitent de nombreuses vacuoles polyédriques ; ces dernières ont les formes les plus variées selon le nombre et l'orientation des lames cytoplasmiques ; elles sont quelquefois grossièrement cubiques, parfois au contraire, fort allongées et très étroites, avec l'aspect d'un long prisme. Par contre, dans les cellules embryonnaires des Characées et des Floridées, le cytoplasme est très dense et les vacuoles

réduites à l'état de fines gouttelettes sphériques, de diamètre toujours restreint (1 à 2 μ), et plus ou moins nombreuses. Dans les tissus plus âgés, ces petites vacuoles augmentent de volume, puis confluent pour former les grandes cavités adultes. Lors de la différenciation des éléments reproducteurs, elles se réduisent à nouveau, par résorption de la substance qui les constitue, pour ne plus former, dans le cytoplasme redevenu très dense, que de très petites gouttelettes.

La solution vacuolaire est, comme nous l'avons dit, certainement très complexe; nous n'en connaissons pas exactement la composition. Dans la plupart des cas, elle renferme toutefois une substance facilement décelable, grâce à des propriétés spéciales, telle que l'affinité pour les colorants vitaux. Ces composés paraissent à l'état colloïdal et sont d'une stabilité souvent assez faible, d'où leur tendance à former des précipités. Ces derniers ont parfois une grande importance pour la morphologie de la cellule: chez les Siphonées (*Vaucheria*), ils sont formés d'un composé phénolique et se présentent avec l'aspect de grains irréguliers, arrondis ou étirés ou pourvus de prolongements épineux; dans les Phéophycées, ils sont si nombreux qu'ils communiquent à la cellule un aspect très particulier, depuis longtemps remarqué; ils sont ici constitués par une substance dont les réactions sont particulièrement précises, par un composé phénolique, qui n'est autre chose sans doute que de la phloroglucine, pure ou plus probablement associée à d'autres matières; ces précipités ont ici la forme de granules arrondis, de dimensions diverses, pourvus, dans beaucoup de cas, comme ceux des Siphonées, de prolongements épineux. Dans les Floridées, il n'existe pas de composés

phénoliques. Les vacuoles sont remplies d'une solution neutrophile facilement précipitable en grains de dimensions diverses. Ces grains présentent les réactions des corpuscules métachromatiques, de la métachromatine, telle qu'elle a été définie, il y a déjà longtemps par GUILLIERMOND, A. MEYER (grains de volutine) [voir p. 26]. La métachromatine existe aussi dans les Siphonées (mais en faible quantité) et chez les Characées.

Dans les préparations traitées par les méthodes mitochondriales, on ne retrouve pas toujours ces précipités. La métachromatine n'est que rarement conservée; lorsque, par hasard, le procédé de REGAUD colore les corpuscules de cette substance, l'hématoxyline leur confère un éclat rouge caractéristique. Au contraire, les composés phénoliques sont généralement fixés par la méthode de REGAUD; ils prennent alors une teinte jaune, par suite de l'action du bichromate. Parfois cette coloration caractéristique est masquée par une teinte noire due à l'hématoxyline, car plusieurs variétés de précipités phénoliques sont plus ou moins sidérophiles; mais une régression prolongée par l'alun de fer fait apparaître la tonalité jaune.

Nous rappellerons que, chez beaucoup de Floridées (*Delesseria*, par exemple), un composé sidérophile existe dans les vacuoles des cellules impliquées dans la fructification. Nous avons émis l'hypothèse, très vraisemblable, que ces corps sont des protéines, comparables à celles qui forment des précipités sidérophiles dans les très jeunes vacuoles de nombreuses Phanérogames (GUILLIERMOND).

Aucune de ces substances (composés phénoliques; métachromatine; protéine), n'apparaît dans des vacuoles d'aspect filamenteux, pseudo-mitochondrial (sauf, d'après MIRANDE, dans les rhizoïdes des Characées), comme c'est

le cas fréquent chez les Végétaux vasculaires. C'est pourquoi nos recherches apportent, beaucoup plus facilement que celles dont les Phanérogames ou les Ptéridophytes ont été l'objet, la démonstration que les chondriosomes n'ont pas de rôle direct dans la production de ces corps.

Les précipités vacuolaires ont donc des caractères bien déterminés, permettant de les reconnaître partout, et n'autorisant aucune confusion entre eux et les plastes ou les chondriosomes.

§ 2. — Inclusions lipoides

Nous avons en vue ici les gouttelettes lipoides qui existent dans le protoplasme d'un si grand nombre d'Algues : Siphonées, Phéophycées, Characées. Leurs caractères sont partout les mêmes : grande réfringence, brunissement par l'acide osmique, mouvements browniens. Ces granulations paraissent manquer chez les Floridées ; mais ce cas est certainement plutôt exceptionnel, car elles existent, semble-t-il, dans la grande majorité des Végétaux. Elles ont été souvent observées, grâce à leur extrême visibilité sur le vivant, et correspondent sans doute en grande partie aux microsomes des anciens auteurs. GUILLIERMOND en a tout récemment donné une description détaillée (chez les Phanérogames), en indiquant leurs principales réactions histochimiques ; il a prouvé, notamment, leur nature lipuide, en les colorant par les méthodes de DIETRICH et de CIACCIO.

Il paraît singulier, au premier abord, de voir des granulations lipoides se former dans le protoplasme et, dans certains cas, aussi dans les plastes (*Vaucheria*, voir plus

haut). On peut expliquer l'apparition de ces granulations dans le protoplasma, par le fait que celui-ci est constitué, comme on tend à l'admettre actuellement, par un mélange de substances protéiques et lipoïdes ; il suffit d'admettre qu'à certains moments, ces lipoïdes, en excès dans le cytoplasma, se déposent sous forme de granulations. Ce processus, en quelque sorte normal, deviendrait par son exagération la dégénérescence grasseuse. La production de ces lipoïdes n'a donc aucun rapport avec l'élaboration de composés de nature analogue produits par les chloroplastes des *Vaucheria* et qui sont le résultat de l'activité photosynthétique de cette Algue. C'est ce dualisme des corps gras chez les *Vaucheria* que nous indiquions (1920) en le comparant aux deux sortes de composés gras (graisse protoplasmique et graisse de réserve) qui d'après TERROINE, SCHAEFFER, et d'autres physiologistes, existent dans le protoplasme animal.

ARTICLE III

Sur diverses conceptions relatives aux constituants morphologiques du cytoplasma

Il convient maintenant de rechercher si, parmi les théories proposées pour expliquer, dans la cellule végétale, la nature et l'origine des plastes, les rapports éventuels de ces organites avec les chondriosomes, et, plus généralement, la nature et le rôle de tous les constituants morphologiques du cytoplasme, il en est une qui soit en accord avec nos résultats. Nous avons exposé ces théories, qui ont pour auteurs des savants tels que DANGEARD, GUILLIERMOND, MEVES, MOTTIER — nous ne citons que les

principaux — dans le premier chapitre de notre travail. Le lecteur reconnaîtra facilement qu'une de ces conceptions au moins cadre avec nos résultats : c'est celle qui a été récemment émise par GUILLIERMOND, et soutenue ensuite par EMBERGER.

§ 1^{er}. — Conception de Guilliermond

D'après cette conception, il existe, dans la cellule des Végétaux verts, deux variétés de chondriosomes : l'une, formée d'éléments dont les fonctions restent encore inconnues, se maintient identique à elle-même pendant toute l'évolution de la plante ; l'autre, adaptée à l'exercice des sécrétions que détermine, dans une plante verte, la fonction chlorophyllienne est « la condition même de la photosynthèse ». Cette manière de voir est basée en partie sur l'étude des Ptéridophytes (travaux d'EMBERGER), où les plastes, tout en ayant, dans les méristèmes, sauf chez les Equisétacées, les formes et les réactions histochimiques des chondriosomes, se distinguent, par quelques petits signes, d'autres chondriosomes sans rôle élaborateur ; GUILLIERMOND a étendu ces notions aux Phanérogames, pour des raisons de logique, plutôt qu'à la suite d'observations positives ; en effet, dans les méristèmes de ces Végétaux supérieurs, le cytoplasme renferme un amas très homogène de grains, de bâtonnets et de filaments au sein duquel il est le plus souvent impossible d'établir des distinctions ; toutefois, GUILLIERMOND a pu reconnaître que les amyloplastes peuvent résorber leur amidon et reprendre la forme mitochondriale. Cette théorie s'appuie encore sur les recherches de SAPEHIN et de SCHERRER, confirmées par

MOTTIER, qui ont montré que, chez les Bryophytes, les plastes persistent, indépendants des chondriosomes, pendant tout le cycle évolutif; enfin, nos premières recherches sur les Algues, publiées dans des Notes préliminaires, n'ont pas été étrangères à la genèse de la théorie de GUILLIERMOND.

Nos résultats définitifs sont la preuve rigoureuse de l'exactitude de cette conception; nous trouvons, en effet, réunis côte à côte dans les Algues, les types les plus disparates d'évolution des plastes, avec tous les intermédiaires possibles entre ces types, permettant de les comprendre et de les expliquer les uns par les autres. Chez les Characées, les plastes évoluent à peu près comme chez les Phanérogames; dans l'oogone jeune, ils se confondent totalement avec les autres chondriosomes; mais nous saisissons, dans ces Algues tous les termes de leur régression depuis l'état de chloroplastes, alors que, dans les Phanérogames, où les cellules embryonnaires se perpétuent sans interruption, une telle constatation est impossible. Chez les Floridées, c'est le type des Fougères qui est réalisé dans l'évolution des plastes: dans les cellules embryonnaires de ces deux catégories de Végétaux, les plastes ont un aspect typiquement mitochondrial; mais ils restent légèrement distincts par quelques petits signes qui n'échappent pas à l'observateur averti, des chondriosomes inactifs. Ce cas des Floridées nous permet de comprendre celui des Chætophoracées et, par là, celui des Conjuguées et des autres Algues vertes. Chez les Phéophycées, les plastes évoluent un peu comme chez les Bryophytes, d'après SAPELIN et SCHERRER; mais, dans les cellules embryonnaires, ils gardent une allure mitochondriale qui n'existerait pas, au même degré au moins,

chez les Bryophytes. Enfin, dans les Siphonées, les chromatophores sont toujours à l'état très différencié. L'évolution des plastes et ses rapports avec les chondriosomes peuvent donc être, dès maintenant, considérés comme parfaitement connus; quant à la conception de GUILLIERMOND, elle doit être envisagée, non plus comme une théorie, mais comme l'expression strictement exacte des faits. Tel est un des résultats les plus généraux de nos recherches.

La conception de GUILLIERMOND concerne aussi le système vacuolaire (voir p. 24). Le savant lyonnais soutient que les vacuoles ont une évolution absolument distincte de celle des chondriosomes (actifs et inactifs). Au début cependant, comme l'ont montré ses travaux et ceux de DANGEARD, les vacuoles ont exactement l'aspect des chondriosomes sous toutes leurs formes (chondriocontes, chondriomites, mitochondries); mais GUILLIERMOND observe très justement que ces ressemblances, extrêmes dans le domaine morphologique, ne se poursuivent pas sur le terrain histochimique: les chondriosomes ont des réactions très particulières que ne partagent, en aucune manière, les jeunes vacuoles; ainsi, ces dernières sont détruites ou défigurées par les fixateurs qui conservent le chondriome; elles se colorent instantanément par toutes les teintures vitales à l'opposé des chondriosomes qui se refusent à fixer ces substances. De plus, l'évolution de ces deux catégories d'éléments est absolument différente: les vacuoles à forme pseudomitochondriale des méristèmes s'anastomosent, puis se fusionnent rapidement pour former les grandes cavités osmotiques des cellules adultes; celles-ci pourront inversement, dans certaines conditions expérimentales ou naturelles (GUIL-

GUILLIERMOND, PENZA, DE VRIES, voir p. 24) se pulvériser en petits éléments pseudomitochondriaux. Les chondriosomes, au contraire, jouissent toujours d'une individualité très marquée. S'il existe, à certains stades, une complète identité morphologique entre les chondriosomes et les vacuoles, ce ne peut être qu'une convergence de forme, due à l'état *physique* très semblable (viscosité) de ces deux catégories d'éléments.

Nos recherches confirment sans réserve ces conceptions de GUILLIERMOND. Elles le font d'autant mieux que, dans les Algues, les vacuoles ne revêtent que dans des cas plutôt exceptionnels la forme pseudomitochondriale. Aucune ressemblance morphologique entre les chondriosomes et les vacuoles ne vient jamais suggérer à l'esprit du cytologiste étudiant ces Végétaux, l'idée que ces deux catégories d'éléments pourraient être de même nature. Dans les Characées seulement, MIRANDE a signalé des vacuoles métachromatiques filamenteuses, ressemblant à des chondriocontes ; mais, guidé par les mêmes principes que GUILLIERMOND, il les a parfaitement distinguées des chondriosomes, tant à cause de leur évolution particulière que de leurs caractères de coloration.

GUILLIERMOND a encore envisagé, dans sa théorie, les petites inclusions osmiophiles, très réfringentes sur le vivant (microsomes de DANGEARD), que nous avons si souvent rencontrées dans le cytoplasme des Algues. Il a montré, par de nombreux exemples, pris dans différents groupes de Phanérogames et de Champignons, que ces éléments sont absolument distincts des chondriosomes et représentent simplement des granulations lipoïdes en liberté dans le cytoplasme. Tous les faits que nous avons observés, au cours de nos études sur les Siphonées, les

Phéophycées, les Characées, ne peuvent que confirmer cette manière de voir ; et, sur ce point, comme sur tous les autres, nous sommes obligé de reconnaître que la théorie de GUILLIERMOND cadre exactement avec les faits observés par nous.

Il convient maintenant de rechercher si d'autres conceptions ne seraient pas aussi compatibles avec les données de l'expérience.

§ 2. — Conceptions de Rudolph, Sapehin, Scherrer, A. Meyer, Noack, et théorie de Mottier

Pour l'exposé détaillé des recherches de ces auteurs et des modalités diverses de leurs conceptions, nous renvoyons à notre premier chapitre. Nous dirons seulement ici que la caractéristique essentielle de leur théorie est que les amylo- chloro-, et chromoplastes sont *radicalement* différents d'un ensemble d'autres corps auxquels ils réservent le nom de chondriosomes ; ce sont au moins deux systèmes existant l'un à côté de l'autre, sans rien de commun.

Les plastes sont toujours morphologiquement distincts des chondriosomes : pour RUDOLPH, ce sont des organites de forme ronde et n'offrant jamais l'aspect filamenteux, caractéristique des chondriosomes ; mais, dans les méristèmes des Végétaux supérieurs, ils ont à peu près les dimensions des éléments mitochondriaux ; et, comme alors ils se divisent activement, ils prennent des formes en haltères qui les ont fait confondre avec les chondriocontes. Pour SAPEHIN, les plastes se distinguent des chondriosomes, dans les cellules embryonnaires des Phanérogames, par des formes arrondies et aussi par une sidérophilie beaucoup plus intense. Pour NOACK,

plastés et chondriosomes ont à la fois des formes et des réactions histochimiques absolument différentes. De plus, tous ces botanistes professent que les chondriosomes ne sont pas de véritables organites, mais de simples produits du métabolisme cellulaire.

Ces conceptions s'expliquent dans une certaine mesure, étant donné que les études de leurs auteurs ont porté surtout sur les Thallophytes; ils ont ainsi remarqué, après SCHMITZ et SCHIMPER, et avant nous, que tout plaste provient d'un plaste antérieur, et que les chondriosomes coexistant avec eux ne prennent aucune part dans leur différenciation; il pouvait donc leur paraître logique de séparer ces formations comme constituant deux systèmes radicalement distincts. En réalité, leurs théories s'appuient exclusivement sur des faits particuliers, bien mis en évidence chez les Thallophytes, mais insuffisamment observés chez les Végétaux supérieurs; et ces auteurs font abstraction de toutes les connaissances acquises sur le chondriome de la cellule animale. S'ils avaient envisagé le problème au point de vue de la cytologie générale, ils auraient reconnu, comme le fait très justement remarquer GUILLIERMOND, et comme nous le dirons plus loin, que les chondriosomes de la cellule animale sont des formations absolument comparables aux plastés de la cellule végétale. D'ailleurs, même dans le domaine des Thallophytes, il existe chez les Floridées et les Characées des faits absolument incompatibles avec les idées de RUDOLPH et SAPEHIN, puisqu'à certaines phases du développement de ces Algues, il est *impossible* d'établir une distinction quelconque entre les plastés et les autres chondriosomes; ils sont alors identiques au double point de vue morphologique et histochimique.

S'ils avaient recherché, d'autre part, au moyen d'une saine critique, les conditions auxquelles doit satisfaire un système intracellulaire d'éléments figurés, pour être déclaré « spécial » et absolument différent des autres formations qui coexistent avec lui, ils n'auraient pas tiré cette conclusion. Pour définir un organe de la cellule, on fait appel, à la fois, à ses caractères biologiques, morphologiques et histochimiques, en accordant à ces derniers, les plus constants, une importance prépondérante. En appliquant ce critère, on reconnaît que les plastes, lorsqu'ils sont au repos, ont des caractères morphologiques identiques à ceux des chondriosomes, et que leurs réactions histochimiques sont les mêmes; si l'on ajoute que, comme les éléments mitochondriaux, les plastes ne se reproduisent que par division, on comprendra qu'il est impossible, à moins d'introduire en cytologie des germes de confusion, de séparer radicalement ces formations, sous prétexte de différences morphologiques momentanées; autant vaudrait dire que l'idiochromosome décrit dans certains noyaux n'a rien de commun avec les autres chromosomes, parce qu'il s'en distingue par un aspect particulier et peut-être des fonctions différentes.

La théorie de RUDOLPH, SAPEHIN, SCHERRER est donc insoutenable.

Cette critique s'applique encore à la conception particulière de SAPEHIN, suivant laquelle les éléments, décrits sous le nom de chondriosomes, seraient un mélange hétérogène de corpuscules très différents les uns des autres: les chondriosomes inactifs forment un ensemble dont tous les éléments sont identiques.

Nos recherches contredisent de même la thèse de

SCHERRER et d'A. MEYER qui considèrent les chondriosomes comme des produits de nutrition ou des substances de réserve (*allinantes*) de MEYER. Le fait, bien établi par de nombreuses recherches, que les chondriosomes ne se reproduisent que par division, fait particulièrement schématique chez les *Vaucheria*, et la permanence de ces organites, prouvent que ce sont bien des éléments vivants, et non des inclusions inertes, provenant du métabolisme cellulaire.

Enfin, NOACK a récemment cherché à prouver, par l'étude de quelques Phanérogames, que les plastes sont différents des chondriosomes, non seulement au point de vue morphologique, mais encore et surtout au point de vue histochimique : morphologiquement, en effet, ils n'ont jamais l'aspect filamenteux caractéristique des chondriosomes ; mais en outre, NOACK, qui semble avoir bien compris que des différences morphologiques, même importantes, sont insuffisantes pour établir une distinction valable entre des organites intracellulaires, soutient que les réactions des chondriosomes et des plastes vis à vis des fixateurs sont absolument opposées. Les résultats de NOACK sont cependant en absolue contradiction avec les nôtres, et nous dirons tout de suite, d'après une récente communication de GUILLIERMOND, qu'ils sont erronés, car cet auteur n'a pas observé, dans les méristèmes, des régions véritablement embryonnaires, mais des zones où les chloroplastes sont déjà différenciés.

La théorie de MORTIER nous paraît plus rapprochée de la vérité que les précédentes. Nous sommes persuadé, comme l'auteur, que les éléments décrits comme chondriosomes inactifs dans la formation de la chlorophylle et de l'amidon doivent avoir une fonction. Mais nous

devons reconnaître que, chez les Algues, cette fonction n'est pas décelable par le seul examen morphologique de la cellule ; nous pouvons même affirmer que les granulations protéiques apparaissant dans certains organes des Floridées ne naissent pas aux dépens de plastes, comme celles des graines de Maïs et de Ricin, d'après MOTTIER ; ce sont des précipités intravacuolaires dont la seule ressemblance, lorsqu'ils sont encore de petite taille, avec les éléments que l'on doit considérer comme plastes et chondriosomes, est une sidérophilie intense, caractère sans aucune spécificité, partagé par les formations cellulaires les plus différentes : nucléoles, certaines membranes, etc. Les plastes et les chondriosomes sont au contraire caractérisés par des réactions histochimiques très précises. Or c'est justement ce que MOTTIER ne paraît pas admettre ; il semble que, pour lui, les éléments décrits comme chondriosomes puissent être des formations de nature différente. Mais nous avons reconnu, à chaque instant, au cours de nos recherches, combien est remarquable la netteté des réactions mitochondriales. Pour cette raison, la valeur des termes de chondriosomes, plastosomes, etc., est très grande. C'est pourquoi, si nous sommes absolument persuadé, comme MOTTIER, qu'il convient de tout faire pour découvrir le rôle des grains et des bâtonnets inactifs dans la genèse des produits chlorophylliens, nous croyons qu'il y a grand intérêt à préciser, d'une manière définitive, leur nature et leurs relations avec les amylo-, chloro- et chloroplastes. On pourra de cette manière éviter dans l'avenir de leur attribuer des fonctions qu'ils n'ont pas, mais qui se traduisent par des images qu'un examen superficiel risque de leur superposer.

§ 3. — Conception de Dangeard

DANGEARD, comme les auteurs précédents, sépare radicalement les plastes du chondriome ; les plastes sont des organites chargés d'élaborer l'amidon, la chlorophylle et quelques pigments ; le chondriome est « l'ensemble du système vacuolaire sous ses aspects désignés sous les noms de mitochondries, chondriomites et chondriocotes » ; enfin, d'après ce botaniste, les granulations réfringentes que l'on observe toujours dans les trabécules du cytoplasme (microsomes) auraient été décrites également comme mitochondries. La théorie de DANGEARD paraît donc, au premier abord, analogue à la précédente ; mais tandis que SAPEHIN ne précise pas quels sont les éléments hétérogènes confondus sous le nom de chondriosomes, et que SCHERRER et A. MEYER les considèrent comme des produits de nutrition, DANGEARD soutient que ce sont en partie des vacuoles, en partie des microsomes, en partie enfin des fibrilles cytoplasmiques.

En réalité, la théorie du botaniste parisien ne correspond nullement à celle des auteurs précédents, car elle a été édifiée par des méthodes très différentes. Tandis que SAPEHIN et SCHERRER se sont servi presque exclusivement des méthodes mitochondriales, et que les corps qu'ils considèrent comme chondriosomes sont bien des chondriosomes, DANGEARD a procédé tout autrement ; il n'a presque employé que les colorations vitales (rouge neutre ; bleu de crésyl) ; ce qui attire immédiatement cette remarque qu'il n'a pu que très incomplètement observer les plastes et surtout les chondriosomes ; il n'a pu distinguer nettement que les vacuoles et les microsomes, seuls faci-

lement accessibles à l'étude vitale, les premières, grâce à leur affinité pour les colorants vitaux, les secondes, grâce à leur grande réfringence. Ces observations étaient indispensables pour comprendre la manière dont DANGEARD veut détruire la notion de chondriome :

Ce démembrement du chondriome ne peut être confirmé par nos recherches. A la fois par l'observation vitale et par les techniques de fixation, nous avons, en effet, prouvé l'existence, dans toutes les cellules des Algues, de grains et de bâtonnets présentant les réactions caractéristiques des chondriosomes ; aussi sommes-nous obligé d'admettre la réalité d'un chondriome en tant qu'unité cyto-logique autonome et spéciale. Nous répéterons en outre ici, que les plastes ne peuvent être radicalement séparés de ce chondriome, puisqu'ils ont les mêmes réactions histo-chimiques et les mêmes caractères morphologiques et biologiques ; seule, l'activité sécrétrice qu'ils exercent à certaines phases de l'existence du végétal, parvient à les défigurer momentanément.

Telles sont les objections générales que nous sommes obligé, devant l'évidence de nos résultats, d'adresser à la théorie de DANGEARD.

Il nous est donc impossible de suivre ce savant lorsqu'il soutient que les chondriocontes et les chondriomites ont été confondus avec le système vacuolaire. Nous avons montré que les vacuoles des Algues sont presque toujours de grandes cavités remplies de liquide ; et nous ne voyons pas quels rapports, même lointains, peuvent exister entre ces volumineuses inclusions et les petits bâtonnets mitochondriaux, pour permettre à DANGEARD d'affirmer qu'ils ont été confondus. Il est vrai qu'aux tous premiers stades de leur apparition, chez les Characées et les Flo-

ridées, les vacuoles ont des dimensions moindres ; mais, même à ce moment, elles sont déjà beaucoup plus grosses que les chondriosomes. Elles ont d'ailleurs des réactions histochimiques qui les séparent encore plus nettement, si possible, des chondriosomes que leurs caractères morphologiques ; elles sont, en effet, dans ces Algues, remplies de métachromatine, et cette substance, colorable vitalement par le rouge neutre, alors que les éléments mitochondriaux ne le sont pas, n'est généralement pas colorée par les méthodes qui permettent la mise en évidence de ceux-ci. On peut donc dire que les caractères microchimiques de la métachromatine et des chondriosomes sont exactement opposés. Dans la région axile du thalle des *Cladostephus*, nous avons noté que les vacuoles sont aussi de petite taille ; elles renferment des précipités de nature phénolique, que la méthode de REGAUD colore en jaune vif, et n'ayant absolument rien de commun avec les chondriocontes, qui sont des filaments sidérophiles. Ainsi, nos recherches montrent, avec toute la netteté désirable, que le système vacuolaire et le chondriome n'ont rien de commun. Chez les Phanérogames, les jeunes vacuoles ont souvent des formes filamenteuses qui leur donnent tout à fait l'aspect de chondriocontes ; mais, dans les Algues cette ressemblance apparente n'existe même plus ; les deux formations se montrent, dès le premier abord, avec leurs caractères absolument divergents.

Notons encore ici que, dans le groupe des Algues, les vacuoles contiennent des produits très variés ; elles sont souvent métachromatiques, mais souvent aussi elles ne le sont pas. Rappelons que chez les Phéophycées, la métachromatine n'existe pas ; les vacuoles renferment un composé de nature phénolique dont les caractères micro-

chimiques sont bien différents, ce qui rend très injustifié le nom de métachromes, que DANGEARD veut assigner d'une manière générale aux éléments vacuolaires (1).

DANGEARD a encore soutenu que les éléments granuleux décrits sous le nom de mitochondries, ne sont autre chose que des microsomes, c'est à dire de petites sphères très réfringentes, et constantes dans toutes les cellules végétales où elles se déplacent en suivant les travées cytoplasmiques. Nous avons observé ces grains réfringents dans tous les groupes d'Algues que nous avons étudiés, à l'exception des Floridées. Chez les Siphonées, ils sont particulièrement bien représentés; et nous avons pu étudier parfaitement tous leurs caractères. Nous avons montré que ces granules se distinguent des mitochondries à un tel point qu'il est impossible, même à l'examen le plus superficiel, de confondre ces deux catégories d'éléments; les mitochondries sont peu réfringentes et ont, sur le vivant, un aspect mat; les « microsomes » sont très brillants; les mitochondries se déplacent lentement, et suivant les courants cytoplasmiques; les « microsomes » se meuvent beaucoup plus rapidement et semblent animés de vifs mouvements browniens; les mitochondries ne réduisent pas l'acide osmique; les « microsomes » le réduisent; de telle sorte qu'en colorant par la fuchsine acide des filaments de *Vaucheria* ou de *Bryopsis*, fixés par un liquide mito-

1. On sait d'ailleurs, par les travaux de GUILLIERMOND et d'EMBERGER, que les vacuoles des Phanérogames et des Ptéridophytes sont toujours dépourvues de métachromatine; elles ne renferment que des substances protéiques ou des composés phénoliques, n'ayant, avec la métachromatine aucune propriété commune, sinon de fixer les colorants vitaux. La métachromatine n'existe que dans les vacuoles de certaines Algues et des Champignons.

chondrial à base d'acide osmique, on obtient des préparations dans lesquelles les chondriosomes ont une teinte rouge vif, se distinguant ainsi d'autres granulations noircies par l'acide osmique et correspondant aux « microsomes ». ⁸ Nous apportons de cette manière la preuve qu'il existe dans le protoplasma deux catégories différentes d'éléments granuleux; et cette preuve a d'autant plus d'intérêt qu'elle est particulièrement schématique dans des exemples que M. DANGEARD considère comme favorables à sa théorie; en effet, en nous demandant, dans une de ses Notes, de démontrer que les mitochondries décrites par nous chez les *Fucus* n'ont rien de commun avec les « microsomes », il ajoutait : « D'après ce que je connais du sphérome (ensemble des microsomes) des *Vaucheria* et des *Bryopsis*, la chose me paraît bien invraisemblable. » Or, c'est précisément chez *Vaucheria* et *Bryopsis* auxquels nous ajoutons *Codium* que nous avons pu reconnaître avec une netteté absolue l'existence des mitochondries à côté des « microsomes ». Ces faits sont très généraux; ils se retrouvent chez les Phéophycées comme chez les Characées. Et la théorie de DANGEARD ne concorde pas mieux avec nos résultats, sur ce point que sur les autres. Nous avons montré que ces « microsomes » sont en réalité des globules lipoïdes; GUILLIERMOND est arrivé aux mêmes conclusions par une étude sur les Phanérogames; aussi croyons-nous, avec cet auteur, qu'il convient d'abandonner le terme impropre de microsomes pour le remplacer par celui, plus exact, de *granulations lipoïdes*. Il est également préférable de ne pas conserver l'expression de « sphérome » pour désigner l'ensemble de ces grains; ce terme évoque en effet l'idée d'un système constant, fondamen-

tal, de l'architecture cellulaire, alors qu'en réalité ces formations, certainement très fréquentes, manquent dans certains groupes importants (Floridées) et ne sont que de simples produits du métabolisme cellulaire (1).

Enfin, nous ne pouvons admettre, avec DANGEARD, que l'on ait décrit, sous le nom de chondriocotes, des fibrilles du cytoplasme. Cette assertion tend à montrer que le savant parisien n'a utilisé que rarement les méthodes mitochondriales, car ces procédés donnent des images tellement précises des éléments du chondriome qu'une telle confusion est impossible pour peu que la préparation soit réussie.

§ 4. — Conception de MEVES

La théorie que défend MEVES se rapproche un peu de celle qu'ont soutenue les premiers auteurs qui ont étudié le chondriome de la cellule végétale, PENZA, LEWITSKY, GUILLIERMOND et récemment ALVARADO. Mais, tandis que ces savants ont admis la présence dans les cellules embryonnaires des Végétaux verts, d'un chondriome formé de mitochondries et de chondriocotes dont certains évoluent en plastes, pour MEVES,

1. Dans une Note récente, DANGEARD affirme à nouveau que la variété mitochondriale dite « inactive » correspond simplement aux microsomes du sphérome. Mais la simple description que le savant botaniste donne de ces granulations permet de penser qu'elles ne répondent pas à la définition des chondriosomes : « Les microsomes sont de petites sphérules très réfringentes, d'aspect oléagineux, et qui noircissent plus ou moins par l'acide osmique... certains auteurs y voient de simples globules d'huile ». Or, les chondriosomes sont très peu réfringents, ne rappellent en rien les globules oléagineux, et ne réduisent pas l'acide osmique. D'ailleurs, les chondriosomes « inactifs » n'ont pas seulement la forme granuleuse; dans de nombreux cas, nous l'avons vu, ils sont à l'état filamenteux.

tous ces éléments sont destinés à se transformer en amyloplastés dans les organes souterrains, en chloroplastés dans les tissus aériens et chlorophylliens. Cette évolution est schématique dans la tige de *Tradescantia albiflora*, étudiée par MEVES : les cellules du méristème renferment de longs chondriocotes flexueux, qui, dans les régions un peu plus âgées, se renflent en massues, et en haltères; celles-ci, en s'accroissant, formeront les chloroplastés des tissus adultes. Tous les chondriocotes participent à ce phénomène; et, dans une cellule ayant acquis ses dimensions définitives, il ne reste plus un seul chondriosome indifférencié. Ces cellules étant incapables, dans les Phanérogames, de revêtir à l'activité embryonnaire, MEVES n'hésite pas à conclure que cette usure, ce vieillissement définitifs sont dus à la transformation des chondriosomes en éléments inertes « paraplásticos »; sa pensée est très nette : « selon moi, seules sont capables de revenir à l'état embryonnaire et à l'activité embryonnaire, les cellules végétales dans lesquelles les plastosomes sont intacts » (*Historisch-Kritische Untersuch.* p. 311). Il faut donc considérer dans la théorie de MEVES, deux parties : l'une d'observation, où il soutient que tous les chondriosomes ont la même valeur et se changent tous en corps « paraplásticos »; l'autre de spéculations sur le rôle joué par les transformations des chondriosomes dans l'épuisement de la cellule.

Les observations de MEVES ne cadrent pas avec les nôtres. Le savant allemand décrit une transformation intégrale de tous les chondriosomes de la cellule embryonnaire, alors que, dans aucun cas, nous n'avons aperçu un phénomène semblable. L'oogone des Characées,

renferme dans son cytoplasme, au moment où les cellules de la rosette vont subir leur torsion, un chondriome formé de grains et de bâtonnets tous semblables; quand l'élaboration de l'amidon commence, une partie seulement de ces éléments subit l'allongement, prélude de la sécrétion; une autre partie reste sans changements, et conserve son aspect primitif pendant toute la durée du processus. De même, pendant le développement des gonimoblastes des Floridées, on constate que certains chondriosomes seuls prennent part à la formation des rhodoplastes; les autres restent sans modifications.

Il est impossible d'objecter à ce que nous venons de dire que ces chondriosomes, qui semblent rester indifférenciés, sont en réalité destinés à se transformer en plastes, mais beaucoup plus tardivement que les autres. On constate en effet toujours, dans toutes les cellules des Algues, des chondriosomes indifférenciés; et il est curieux de noter ici que celui qui, pour la première fois, a mis en évidence ces éléments mitochondriaux typiques dans les régions adultes du thalle des Algues, est précisément MEVES, qui nie si énergiquement leur présence dans les cellules différenciées des Phanérogames; nous rappellerons en effet ses observations, relatées plus haut, sur les chondriosomes de *Ceramium*.

Une telle contradiction paraît évidemment singulière. En réalité, en lisant attentivement les travaux de MEVES, on se rend compte que ce savant n'assimile pas sans réserve les chromatophores des Algues aux plastes des Végétaux supérieurs, et si la présence de chondriosomes typiques à côté de chromatophores très différenciés ne lui semble pas extraordinaire, à lui qui ne peut admettre leur existence à côté de chloroplastes évolués, c'est qu'il

n'est pas sûr que ces chromatophores soient, comme les chloroplastes, des dérivés mitochondriaux (1). Nos observations ont prouvé que les chromatophores sont des chondriosomes différenciés, au même titre que les chloroplastes des autres Végétaux; MEVES s'en serait convaincu lui-même s'il avait approfondi ses études sur *Ceramium* et cherché la destinée des chromatophores dans les cellules du procarpe et au cours du développement des gonimoblastes; il aurait certainement reconnu qu'il n'existe plus dans cet organe de chromatophores volumineux, mais uniquement un chondriome d'aspect à peu près homogène, dont certains éléments subiront seuls la transformation en plastes tandis que les autres resteront sans changements.

Quoi qu'il en soit, il est très intéressant de souligner que MEVES a observé lui-même les chondriosomes indifférenciés à côté de plastes très spécialisés et que ses conclusions selon lesquelles *tous* les chondriosomes participent aux processus d'élaboration, sont, d'après ses propres recherches, injustifiées.

Les considérations que nous venons d'exposer sont si démonstratives qu'il est inutile d'insister sur toutes les autres preuves que fournit l'étude des Algues, de la présence de chondriosomes indifférenciés dans les cellules les plus âgées; nous citerons cependant le cas des Chara-

1. D'une lettre personnelle de MEVES, il semble résulter que l'auteur adopte la théorie soutenue au début par GUILLIERMOND, et ensuite par ALVARADO, admettant que, dans les Végétaux inférieurs, la persistance de la chlorophylle aurait entraîné la différenciation permanente d'un certain nombre de chondriosomes adaptés à la photosynthèse, phénomène qui n'existerait que chez les Thallophytes, ce qui fait qu'en fin de compte, les chloroplastes des Végétaux inférieurs n'auraient pas tout à fait la même valeur que ceux des plantes vasculaires.

cées, où ceux-ci sont partout d'une netteté remarquable et d'une sidérophilie intense. En poussant jusqu'à un degré avancé la décoloration par l'alun de fer des prépa-

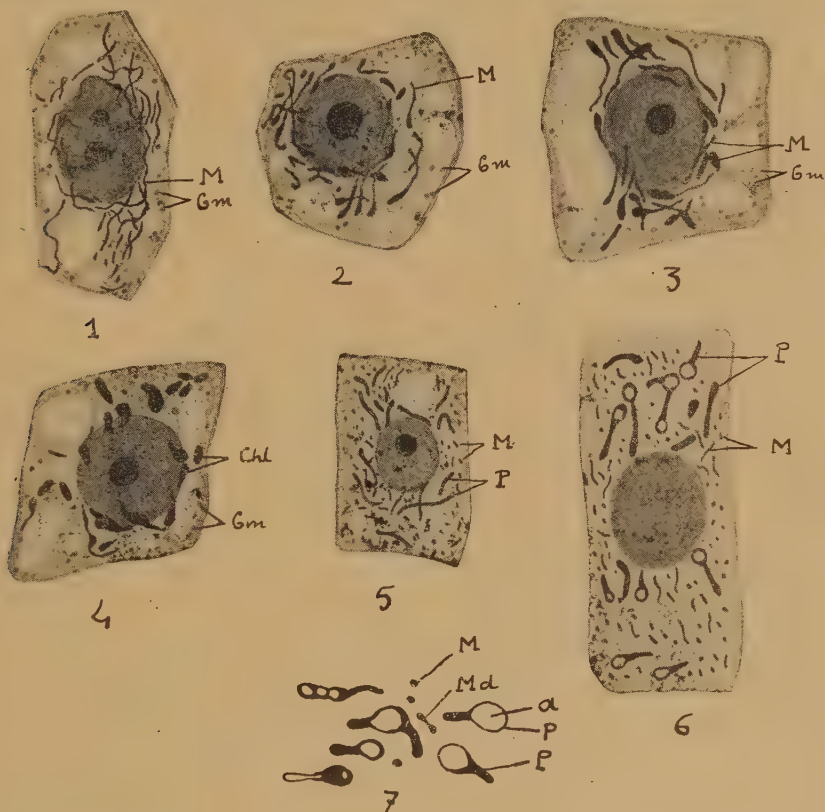


FIG. 19.

- 1, 2, 3, 4. Formation des chloroplastes chez *Chlorophytum* (d'après MEYER). En M, filaments se transformant en plastes, les seuls que MEYER considère comme de nature mitochondriale; Gm : grains de métaplaste.
 5, 6. Formation des amyloplastes dans le *Pois* (d'après MORRIS). P, amyloplast; M, éléments ne prenant aucune part à la formation de l'amidon, seuls désignés par MORRIS par le nom de chondriosomes, et correspondant aux grains de métaplaste de MEYER.
 7. Id., plus grossi. Md, chondriosome en voie de division.

rations à l'hématoxyline ferrique, on voit que les chondriosomes sont encore colorés en noir franc alors que les plastes n'ont plus qu'une teinte gris pâle. Il en est de

même chez les Fucacées. Il ne peut donc pas être question ici de « grains de métaplasme », caractérisés par une faible sidérophilie et que l'on aurait pris pour des chondriosomes. D'ailleurs, la sidérophilie des chondriosomes et des plastes n'est pas un caractère dont le degré se maintient constamment égal à lui-même. Il varie selon l'état fonctionnel des cellules, et, dans une seule et même plante, on observe, comme l'a fait remarquer GUILLIERMOND, de nombreuses fluctuations dans l'intensité avec laquelle les chondriosomes fixent la laque d'hématoxyline. On ne peut donc pas en tirer de conclusion quant à la nature chimique de ces organites. Nous rappelons enfin que MOTTIER a parfaitement vu et figuré les éléments inactifs dans la fonction chlorophyllienne (fig. 19), et qu'il leur a attribué d'importantes fonctions dans le métabolisme cellulaire. Ce sont les seuls qu'il ait accepté, faute d'un autre nom meilleur il est vrai, d'appeler chondriosomes.

Mais les partisans de la théorie de MEYER peuvent encore nous objecter que, si tous les chondriosomes ne se transforment pas *effectivement* en plastes, sous nos yeux, ils peuvent *virtuellement* subir cette évolution pour remplacer, à certains moments, des plastes qui seraient épuisés par un fonctionnement excessif? Nos observations ne laissent aucune place à une semblable hypothèse. Nous avons démontré, avec tous les détails désirables, le fait que tout plaste ne provient que d'un plaste préexistant, et que, jamais, des chondriosomes de la variété inactive ne s'intercalent dans leur cycle évolutif; ce fait est d'une irrécusable netteté dans tous les cas où le plaste conserve, même lorsqu'il est revenu à l'état embryonnaire, de petits signes qui permettent de le

reconnaître (dimensions légèrement supérieures à celles des autres chondriosomes; présence d'une petite vésicule de sécrétion, etc...); dans les cas où le plaste perd toute trace d'individualité (*Chara*), ce fait, pour être en apparence moins frappant, n'est pas moins certain : des raisons de logique doivent d'abord nous faire admettre que si, dans la grande majorité des cas, on constate une individualité des plastes, il serait invraisemblable que, dans quelques types, cette individualité n'existât plus. Ces raisons se changent en certitude, lorsque nous constatons en fait que, chez les *Chara*, toute une série de formes de plus en plus minces nous permet de relier les plastes colorés présents dans la première ébauche de l'oosphère, aux corpuscules mitochondriaux très fins confondus avec les éléments de la variété inactive.

Cette variabilité des plastes, fait bien établi maintenant, nous permet de discuter les idées de MEVES sur le rôle joué par les transformations des chondriosomes dans l'épuisement de la cellule. Nous ne pouvons pas soutenir ici sans réserve les conceptions très intéressantes de l'auteur allemand; longtemps nous avons été séduit par leur logique et leur vraisemblance : nous n'avions étudié, en effet, que les Fucacées, Algues d'organisation élevée, dans lesquelles existe, comme chez les Végétaux supérieurs un mécanisme de transmission directe, de génération en génération, des tissus embryonnaires. En adoptant les vues de MEVES, nous ne doutions pas que, si les cellules assimilatrices de ces Algues sont incapables de proliférer, c'est parce que les plastes qu'elles renferment sont trop différenciés, épuisés, tandis que si les tissus profonds gardent des potentialités organo-formatives étendues, c'est grâce à la faible spécialisation de

leurs plastes peu colorés; nous voyions d'abord dans le fait que les conceptacles naissent dans la crypte apicale même, emportant avec eux des cellules indifférenciées, à très petits phéoplastes, un autre indice en faveur des idées de MEVES. L'étude des Algues rouges a complètement modifié nos conceptions. Comment soutenir en effet que « seules sont capables de revenir à l'activité embryonnaire, les cellules dont les plastosomes sont intacts » lorsqu'on constate que le carpogone des Floridées, et non seulement lui, mais toutes les cellules qui lui sont associées et qui vont se transformer avec lui, n'est primitivement, au point de vue cytologique, qu'un élément végétatif banal, pourvu de chromatophores différenciés? Il n'existe, dans les Algues rouges aucun mécanisme capable d'assurer la permanence de la substance embryonnaire, et toutes les cellules ont primitivement les mêmes potentialités. Or, nous en voyons certaines revenir sans difficultés à l'état embryonnaire, et les plastes qu'elles renferment, reprendre avec une égale aisance, la forme mitochondriale, malgré leur différenciation souvent très grande. Il n'en reste pas moins vrai que, chez les Végétaux plus évolués, il existe une continuité de la substance embryonnaire : l'exemple des Fucacées en est, chez les Algues même, une démonstration. Mais si les cellules spécialisées sont incapables de revenir à l'activité embryonnaire, ce n'est pas dans l'état de leur chondriome, de leurs « plastosomes » qu'il faut rechercher la cause de cet épuisement; c'est dans des modifications qui ne sont plus du domaine de la morphologie, mais d'ordre métabiologique et relèvent sans doute d'une évolution du chimisme cellulaire. Il n'en est pas moins vrai non plus que si, *pratiquement*, les idées de MEVES sur

l'épuisement de la cellule ne paraissent pas très exactes, en ce sens que les chondriosomes, en se transformant en chloroplastes, restent capables d'activité et n'ont rien de comparable avec des « formations paraplastiques », *théoriquement*, elles semblent très justes; car une cellule dont le chondriome serait intégralement transformé en corps paraplastiques, ne paraît pas capable de reprendre l'activité embryonnaire.

Après avoir examiné ces diverses théories, notre conclusion est qu'aucune d'entre elles n'explique les faits que nous avons observés. Elles peuvent être logiquement construites à la suite d'une analyse avertie et souvent exacte de l'évolution des organites cytoplasmiques : c'est le cas de la théorie de MEVES, et aussi, semble-t-il, de celle de MOTTIER; mais elles sont basées sur des études d'une portée trop restreinte, où un seul groupe végétal est envisagé, les Phanérogames par MEVES, les Bryophytes par SAPEHIN et SCHERRER. Les auteurs observant un type déterminé d'évolution des plastes, le considèrent aussitôt comme général et construisent une théorie. Chez les Algues, au contraire, nous trouvons les rythmes les plus divers dans le cycle évolutif du chondriome et des plastes; en comparant attentivement ces différents processus, nous dégageons les caractères qui leur sont communs, qui sont essentiels, et dont l'énoncé constitue la seule loi générale de l'évolution des plastes; nous distinguons aussi les particularités contingentes, sous la dépendance de la structure anatomique et de la physiologie de chaque groupe, et qui confèrent aux différents types d'évolution des plastes leur physionomie originale. Des conclusions ainsi obtenues sont très sûres, très précises, et ne laissent plus aucune place à l'hypothèse. Il est certain maintenant,

comme le soutient depuis peu GUILLIERMOND, qu'il existe dans la cellule des Végétaux verts, deux variétés de chondriosomes dont l'une est adaptée à la photosynthèse; les éléments de cette catégorie active, en élaborant, changent de forme sans changer de nature; ils revêtent des aspects bien différents de ceux qu'ils présentaient primitivement, aspects correspondant aux plastes et aux chromatophores depuis longtemps décrits. Puisque leur nature n'est pas modifiée, sitôt le produit de sécrétion résorbé, ils reprennent leur forme mitochondriale typique. Quant aux autres chondriosomes, nous ignorons encore leurs fonctions. L'importance de ces données, au point de vue de la Biologie générale, et plus particulièrement de la Botanique générale, est considérable; et l'on peut regretter que dans des ouvrages classiques récents, elles aient été méconnues ou exposées suivant une conception arbitrairement choisie parmi celles que nous avons discutées, et dont nous avons démontré l'absolue discordance avec les faits (1).

Car, nous le répétons, il n'est pas question ici d'un problème plus ou moins spécial posé par des détails cyto-

1. C'est ainsi que dans la dernière édition des *Principes de Botanique*, CHODAT ne paraît pas croire que l'origine mitochondriale des plastes soit un fait démontré; il écrit en outre des plastes que, « petits et morphologiquement indifférenciés, on les nomme microsomes » (p. 114), ce que ne pourront admettre ni GUILLIERMOND, ni DANGEARD; on peut vraiment regretter que, dans un ouvrage aussi justement classique que celui de CHODAT, les acquisitions faites depuis plus de dix ans dans le domaine de la Cytologie végétale, soient ainsi méconnues. PIZON, dans la nouvelle édition de ses *Éléments d'Anatomie et de Physiologie végétales*, semble mieux informé; il montre, en effet, que les plastes ont, à l'état indifférencié, l'aspect mitochondrial et sont probablement à rapprocher des chondriosomes. Mais il admet que les « mitochondries inactives » de GUILLIERMOND correspondent aux « microsomes » de DANGEARD, ce qui, nous l'avons démontré, est certainement une erreur. Son affirmation que les éléments du système vacuolaire renferment toujours de la métachromatine est aussi erronée.

logiques particuliers à un groupe végétal ; ce sont certains des caractères les plus généraux des Végétaux chlorophylliens qui sont en cause, c'est la question, si intéressante, de l'empreinte que peut marquer dans la cellule la physiologie de l'organisme entier ; c'est un ordre de faits nouveaux acquis à la Botanique et à la Cytologie. Il semble bien que NOEL BERNARD avait eu l'intuition de ces particularités cytologiques, si remarquables, des Végétaux verts ; il concevait en effet les cellules chlorophylliennes comme des « organismes doubles » avec un protoplasme agent de la photosynthèse et un autre protoplasme, seul existant chez les Animaux et les Végétaux incolores, se nourrissant des matières organiques élaborées par le premier. C'était, nettement conçue, mais vaguement formulée, la conception des deux espèces mitochondriales.

ARTICLE IV

L'évolution des plastes et des chondriosomes dans le règne végétal

Nos recherches terminent la longue série de travaux, qui ont eu pour but la connaissance précise des caractères de l'évolution des plastes dans les différents groupes du Règne végétal. Parmi ceux qui ont surtout contribué à ces recherches, il convient de citer en premier lieu GUILLIERMOND, dont les travaux, conçus dans un esprit très critique, et basés sur des techniques expérimentalement contrôlées, donc d'une grande précision, ainsi que ceux de ses élèves (EMBERGER), nous ont acquis presque toutes les données les plus importantes et les plus cer-

taines que nous possédons sur ces questions. — MEVES, puis MOTTIER, enfin PENZA, LEWITZKY et d'autres ont apporté, eux aussi, des résultats très intéressants.

Il a fallu dix années pour arriver, dans ces problèmes, à une solution qu'on peut espérer définitive ; ce qui prouve bien les difficultés de ces études : difficultés de technique, dues à l'extrême fragilité des organites mitochondriaux, et qu'on n'a pu vaincre que par l'emploi raisonné de méthodes spéciales, les méthodes mitochondriales, imaginées par des histologistes (ALTMANN, BENDA, MEVES, REGAUD) pour la cellule animale ; difficultés d'interprétation, à cause de la délicatesse de ces procédés, des disciplines intellectuelles de chacun et surtout des différents aspects présentés par les phénomènes dans les embranchements divers du Règne végétal.

Le moment serait peut-être venu de synthétiser rapidement nos connaissances sur cette question et d'esquisser dans un bref aperçu, les différents types que revêtent ces processus dans l'ensemble des groupes végétaux. C'est ce que nous allons tenter ici. Nous conduirons cet exposé à partir des groupes les plus simples en suivant, dans la mesure du possible, la marche de la phylogenèse. Elle est très complexe, et certainement encore bien mal connue, l'histoire phylogénétique des Algues, et à plus forte raison, celle du Règne végétal ; aussi n'avons-nous pas la prétention d'indiquer avec exactitude, dans leur ordre chronologique, tous les types successifs suivant lesquels a pu s'effectuer l'évolution des plastes et du chondriome ; nous réussirons tout au plus à montrer comment, dans quelques cas particuliers du domaine de l'Algologie, les faits que nous avons apportés, concernant le comportement des chondriosomes et des plastes, sont

des indices nouveaux en faveur d'affinités à établir entre différents groupes.

Les Végétaux les plus inférieurs (nous n'envisagerons pas les Bactériacées ni les Cyanophycées) [1] sont certainement les Algues unicellulaires flagellées. Celles-ci sont représentées par des types excessivement variés dont les uns sont colorés et d'autres dépourvus de chromatophores. Il y a lieu de croire que les formes incolores dérivent, par adaptation à la vie saprophyte ou parasitaire des formes colorées ; c'est, par exemple, la conception fortement motivée de PASCHER ; et, par conséquent, le type que l'on peut considérer comme primitif est celui réalisé par un Flagellé chlorophyllien, tel qu'une Euglène. Le protoplasme renferme un assez grand nombre de chloroplastes et, sans aucun doute, des chondriosomes à l'état indifférencié.

Ainsi, malgré le caractère primitif de ces Algues, leur cellule possède une organisation aussi complexe que celle des Végétaux plus évolués ; mais cette organisation se maintient sans changements pendant toute l'évolution de l'individu, qui est d'ailleurs très uniforme. Ce type est fréquent chez les Flagellées ; dans un très grand nombre de familles, il ne présente que des variations de

1. Les Cyanophycées sont sans doute les Végétaux verts les moins supérieurement organisés. Il y aurait grand intérêt à rechercher dans leur cellule des éléments comparables aux plastes ou aux chondriosomes et dont on pourrait tirer des données intéressantes relatives à l'origine phylogénétique de ces organites. Malheureusement, ici comme dans tous les domaines de la Phylétique, il faut constater que les origines véritables restent cachées ; la cellule des Algues bleues ne renferme rien qui, dans l'état actuel de nos connaissances, puisse être considéré comme ayant des homologies avec le chondriome (GUILLIERMOND). Et au niveau des Flagellées qui sont bien les Êtres à chlorophylle les plus simples (en dehors des Cyanophycées), nous trouvons des plastes parfaitement typiques.

détail, portant principalement sur la quantité des chromatophores, souvent considérablement réduite (un seul par cellule chez presque toutes les Chrysomonadinées). La forme de ces plastes est toujours d'une grande simplicité ; ce sont exclusivement des bâtonnets plus ou moins fusiformes, droits ou recourbés, ou des disques très minces. Dans certaines espèces cependant, les chromatophores se compliquent ; ainsi, dans les plasmodes qui s'intercalaient dans le cycle évolutif de *Myzochrysis* (PASCHER), les plastes, assez nombreux, sont unis par groupes de deux, trois ou quatre éléments au moyen d'une tige extrêmement fine et flexueuse, provenant certainement de l'étirement de la substance même du chromatophore.



FIG. 20.

1. 2. 3. Différents aspect des spermatozoïdes d'un Ascidien (d'après DUESBERG).
4. Zoospore d'*Ulothrix* avec son chromatophore.

Les différences de taille entre la cellule reproductrice de l'Algue et les spermatozoïdes ont été atténuées à dessein pour mieux montrer l'homologie probable entre le nebenkern (N) et le chromatophore (C).

Dans des Algues flagellées d'un type bien différent de celles que nous avons eues en vue jusqu'ici, chez les Volvocales, le chromatophore est un organite très complexe, pourvu d'un ou de plusieurs pyrénoides, et unique par cellule. Il est absolument comparable à celui des Chlorophycées, et paraît, par

conséquent, l'homologue d'un nebenkern. Notre figure 20 représente, à ce point de vue notre pensée. On comprendra mieux encore la signification de ce chromatophore en remarquant que la complication est supérieure à celle relevée chez *Myzochrysis* où les plastes sont soudées par petits

groupes ; il suffit de supposer tous ces groupes réunis eux-mêmes en un seul organe et le type du chromatophore des Volvocales et des Chlorophycées inférieures est réalisé. Nous rappellerons en outre que, dans ces Algues, on retrouve, à côté de ce plaste complexe, des chondriosomes qui n'ont pas pris part à sa différenciation (GUILLIERMOND).

Jusqu'à présent, nous n'avons encore pas rencontré d'Algues dont le cycle évolutif soit complexe au point de vue anatomique ou physiologique. Mais c'est, parmi les groupes les plus évolués de Chlorophycées que nous trouverons pour la première fois un thalle hautement différencié : c'est le cas des Chaetophoracées ; et nous ne ferons que rappeler les particularités de l'évolution du chromatophore chez *Draparnaldia* : dans les rameaux assimilateurs de CO_2 , cet organite est un complexe fibrillaire du type connu ; dans les éléments radicans, il subit un démembrement partiel et ne forme plus dans les cellules que d'étroits rubans. Enfin, dans la zone de croissance intercalaire, comme dans les poils hyalins terminant les rameaux assimilateurs, le chromatophore est complètement dissocié en filaments incolores, en chondriocontes. C'est probablement à ce niveau qu'apparaissent pour la première fois, dans la série des Végétaux verts les plastes sous la forme mitochondriale indifférenciée.

Les Chaetophoracées conduisent directement aux Floridées ; nous avons énuméré les ressemblances qui existent dans l'évolution des chromatophores dans ces deux groupes d'Algues, la forme complexe de ces organites dans les cellules adultes, leur extrême variabilité, leurs aspects de longs chondriocontes dans les cellules incolores, etc... Bref, le comportement des plastes

est à peu près semblable dans les deux groupes. Or ici ces analogies ne paraissent pas fortuites, mais bien l'expression d'affinités réelles ; ce ne sont pas, en effet, les seules ressemblances entre ces Chlorophycées supérieures et les Floridées. Nous rappellerons l'existence de cette forme curieuse qu'est le genre *Coleochaete* ; c'est une Algue verte dont le thalle est morphologiquement assez semblable à celui des *Draparnaldia* ; mais, au point de vue de son mode de reproduction, cette Algue se rapproche des Floridées sans tétraspores par la disposition de son oogone, surmontée d'un poil en forme de trichogyne, et qui produit, après fécondation, un tissu comparable aux gonimoblastes, mais dont chaque cellule, au lieu de former une spore immobile, forme une zoospore (carpozospore) ; aussi on a presque l'impression d'une forme double, Rhodophycée au point de vue de la reproduction, Chlorophycée par la présence, sur les plastes, de chlorophylle pure. Les recherches cytologiques des dernières années n'ont fait que préciser ces analogies. ALLEN a montré que, chez *Coleochaete*, le noyau du zygote, aussitôt formé, subit une mitose réductrice, et que, par conséquent, les premières cellules bourgeonnées par l'oogone fécondé ont déjà un noyau haploïde ; SVEDELIUS a conclu de même de ses recherches sur *Scinaia furcellata* et KYLIN de ses études sur *Nemalion*, que le noyau du zygote de ces Floridées subit, dès sa formation, une mitose de caractère réductionnel, de sorte que les gonimoblastes n'ont plus que des noyaux haploïdes. Nos observations, en révélant de nouvelles analogies, très étroites, entre les Chlorophycées d'organisation supérieure et les Algues rouges, rendent de plus en plus probables des rapports génétiques entre ces deux groupes.

C'est également au niveau des Algues vertes les plus différenciées que nous placerions, mais beaucoup plus hypothétiquement, l'origine des Phéophycées. En effet, certaines formes d'*Ectocarpus*, les plus simples des Algues brunes, présentent des ressemblances, au point de vue anatomique et cytologique, avec les Chaetophoracées. Il existe des *Ectocarpus* dont le thalle est formé de filaments ramifiés terminés par de longs poils hyalins et dans lesquels la croissance s'effectue par les divisions d'un méristème intercalaire, bref dont le dispositif anatomique est le même que celui des *Draparnaldia*. Les chromatophores y sont également assez compliqués dans les cellules assimilatrices, où ils ont la forme de rubans irréguliers, sinueux et variqueux ; dans les poils hyalins, au contraire, ils ont l'aspect de filaments incolores, comme l'avait observé SCHIMPER ; et dans les cellules du méristème ils ont des dimensions très restreintes. Chez d'autres *Ectocarpus*, la forme des phéoplastes est plus simple : ces organites sont lenticulaires, mais toujours plus ténus dans les cellules embryonnaires que dans les cellules assimilatrices. Ce cas n'est autre chose que celui de la majorité des Phéophycées et en particulier des Fucacées.

C'est encore du type réalisé par les Chlorophycées que nous ferons dériver le comportement des chloroplastes chez les Archégoniates les plus inférieures, dont l'*Anthoceros*, étudié par SCHERRER, est l'exemple le mieux connu : dans cette Hépatique, il n'existe qu'un chromatophore par cellule, de structure homogène, il est vrai, mais encore pourvu d'un pyrénôïde ; il persiste pendant tout le cycle évolutif et nous croyons qu'il faut lui attribuer la signification donnée au chromatophore des Algues

vertes, c'est à dire le considérer comme un nebenkern représentant, condensé en une seule masse, l'ensemble des chondriosomes élaborateurs de la cellule.

Le même type se retrouve dans les Sélaginelles; et EMBERGER semble disposé à attribuer au chloroplaste unique existant dans la cellule de ces plantes la signification d'un nebenkern; ce chloroplaste est cependant moins complexe que celui des *Anthoceros*; il ne porte pas de pyrénoloïde et paraît moins volumineux.

Chez les Filicinées et les Equisétinées les processus sont très différents; et, pour leur trouver un analogue parmi ceux déjà décrits, il faudrait se reporter aux Floridées. Chez ces Phéridophytes en effet, les plastes éprouvent, comme l'a montré EMBERGER, des variations très étendues, assez comparables à celles qu'ils subissent chez les Algues rouges. L'étude du sporange des Fougères est particulièrement significative à cet égard, comme nous l'avons montré plus haut. En général, dans les cellules embryonnaires de ces Végétaux, les plastes se distinguent à peine des chondriosomes inactifs par une taille légèrement plus volumineuse, ou même se confondent complètement avec eux; c'est ainsi que, dans la racine d'*Athyrium* les plastes ont l'aspect de bâtonnets ou de filaments (chondriocontes) très minces, mais moins minces pourtant que les éléments filiformes ou granuleux représentant le chondriome actif; par contre dans l'oosphère (*Adiantum*) ou dans les cellules mères des spores (*Equisetum*) toute distinction entre les chondriosomes est impossible.

Ce cas des Filicinées et des Equisétinées est assez semblable à celui des Characées: chez ces Algues, les plastes sont bien distincts des autres chondriosomes dans la

cellule apicale; mais, dans l'oosphère, ils régressent peu à peu pour se confondre totalement avec les éléments

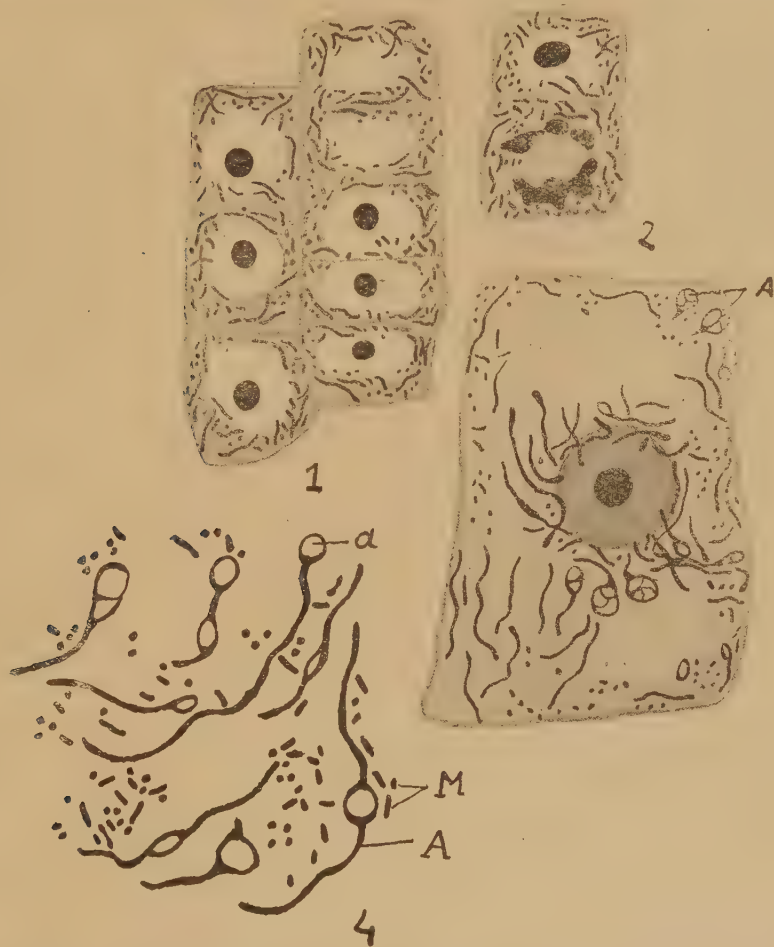


FIG. 21. — Différentes attitudes des chondriosomes dans la racine de Haricot.

1. Cellules du méristème.

2. Cellule du parenchyme; les chondriocontes élaborent de l'amidon (A).

3. Chondriosome d'une cellule semblable à un grossissement de 3.000. — A. chondriocontes élaborent de l'amidon. — M. chondriosomes inactifs dans la photosynthèse en grains ou bâtonnets.

(D'après GUILLIERMOND.)

mitochondriaux inactifs, processus exactement superposable à celui par lequel, dans la très jeune oosphère

d'*Adiantum* les plastes sont encore visibles, grâce à leur aspect filamenteux, au milieu des mitochondries inactives, dont ils ne peuvent plus se distinguer au moment de la maturité.

Chez les Phanérogames (fig. 21) ainsi qu'il résulte des travaux de GUILLIERMOND et de MEVES, les plastes se confondent absolument, dans les cellules embryonnaires avec les autres chondriosomes. Dans les tissus adultes, ils se différencient de diverses manières : les chloroplastes perdent le plus souvent l'aspect filamenteux pour devenir globuleux ou ovoïdes. Par contre, les amyloplastes gardent généralement la forme d'un chondrioconte, mais leur épaisseur s'est légèrement accrue ; enfin, les chloroplastes sont souvent globuleux ; mais souvent aussi, ils gardent jusqu'à la fin l'aspect de filaments flexueux. A côté des plastes persistent constamment les chondriosomes inactifs dans la photosynthèse ; ils subissent des modifications à peine appréciables. Une fois spécialisés, les plastes des Phanérogames ne se différencient généralement pas. Leur variabilité ne se manifeste donc pas comme chez les Thallophytes verts, parce qu'il existe ici un mécanisme, sur lequel nous avons insisté plus haut, qui a pour effet de perpétuer intactes les cellules embryonnaires, à travers toutes les générations ; de sorte que, chez ces Végétaux supérieurs, les éléments organogènes ne renferment jamais de plastes différenciés.

De cet exposé sommaire, il ressort qu'à mesure qu'on s'élève dans la série des Végétaux verts, la forme des plastes, leur structure, se simplifient progressivement en même temps que leur nombre augmente : les chloroplastes des Fucacées ou des Phanérogames, deux groupes

très évolués, sont bien moins complexes que le chromatophore unique des Chlorophycées. Cette signification morphologique, et surtout cette multiplication paraissent d'ailleurs être le signe d'un perfectionnement physiologique amenant un contact plus intime entre le protoplasme incolore et la substance active des plastes dont la superficie totale est très augmentée. Au contraire, le rythme de leur évolution, uniforme dans les types inférieurs, où ils sont toujours semblables à eux-mêmes, se diversifie dans les groupes évolués. C'est ainsi que la variabilité des plastes atteint son maximum dans les Algues rouges, qui sont des Végétaux d'une organisation relativement élevée. Un autre caractère apparemment lié à la supériorité organique, est l'apparition du mécanisme qui perpétue les éléments embryonnaires. Chez les Floridées, il n'y a pas encore trace de ce phénomène; toutes les cellules ont les mêmes potentialités. Chez les Fucacées, il se dessine au contraire avec netteté, et les tissus assimilateurs sont parfaitement distincts, quant à leurs capacités organo-formatives, des tissus profonds. Chez les Phanérogames enfin, ce mécanisme réalise toute sa perfection, et, certains groupes cellulaires sont seuls capables d'exercer l'activité embryonnaire. Les caractères de l'évolution des plastes sont sous la dépendance de ce processus; mais ils ne lui sont liés par aucun rapport causal.

Il convient maintenant de quitter le domaine des Végétaux verts, et de rechercher comment comprendre, avec les données que nous venons d'exposer, la cytologie des Végétaux achlorophylliens, des Champignons. On sait que, dans le cytoplasme de ces Végétaux, il n'existe pas de plastes au sens que SCHIMPER attribuait à ce mot,

mais simplement un mélange homogène de chondriosomes granuleux, bacilliformes ou filamenteux.

Revenons à l'étude des Algues flagellées. Nous avons dit qu'il fallait distinguer parmi elles des formes colorées et des types sans chlorophylle. Nous avons considéré les premiers comme primitifs, les seconds comme dérivés, car toute une série d'observations et d'expériences vient à l'appui de cette manière de voir.

On a souvent réussi, par des procédés de culture spéciaux, à décolorer des formes telles que les Euglènes (travaux de ZUMSTEIN, de Ch. TERNETZ); les chloroplastes sont dépigmentés, mais restent visibles à l'état de très petits leucoplastes. Leur régression n'est d'ailleurs pas très complète, car si les Algues sont rendues à leurs conditions naturelles, ils se chargent à nouveau de chlorophylle. Parfois cependant, ils disparaissent complètement et définitivement; mais, bien que le mécanisme de cette disparition ne semble pas encore complètement élucidé, il est probable que, dans beaucoup de cas, il réside simplement dans un arrêt du pouvoir de bipartition des chromatophores tandis que les cellules continuent à se diviser. De la sorte, on obtient des individus incolores parce qu'*absolument* dépourvus de plastes, mais dont la destinée paraît plus ou moins précaire (voir p. 228, note 1). Ces expériences ne sont donc pas d'une grande valeur explicative au point de vue des processus qui ont pu, dans la nature, dériver, d'une façon durable, les formes incolores des formes colorées. Nous accorderons plus d'intérêt aux séries que l'on a depuis longtemps pu établir, à partir d'un type coloré et qui comprennent une ou plusieurs formes qui lui sont absolument identiques, par tous les détails structuraux, mais en diffèrent par une

teinte toujours plus faible et un mode de vie saprophyte au parasite : c'est ainsi, que, comme l'a récemment encore montré PASCHER, on observe à côté des *Chlamydomonas* très colorés et à vie libre, des formes saprophytes où le chromatophore, plus petit, est d'une teinte pâle (*C. viridemaculata*). Chez d'autres types dont on a fait le genre *Tetrahlepharis*, il est réduit au pyrénôïde ; chez d'autres encore, le pyrénôïde a lui-même disparu, mais le point rouge se maintient encore (*Polytoma*) ainsi que l'amidon, produit ordinaire de l'assimilation chlorophyllienne chez ces Algues. Chez d'autres enfin (*Tussetia*), il n'existe plus trace d'éléments colorés, même plus d'amidon dans le cytoplasme, mais seulement de la graisse. Ces séries dans lesquelles nous voyons une Algue, primitivement verte, se décolorer peu à peu totalement parce qu'elle change son mode de vie, nous rappellent celles que nous avons établies entre les cellules, pourvues de gros chromatophores, des *Pseudochantrisia*, et les rhizoïdes, d'où la chlorophylle a disparu par suite de leur adaptation à des fonctions particulières. La régression des plastes s'effectue dans les deux cas, suivant un processus analogue, et pour des raisons comparables, mais dans la série des Flagellées, elle est beaucoup plus accentuée, elle est définitive et aboutit à la formation de genres autonomes.

Mais les Algues flagellées forment encore des dérivés incolores, dans lesquels la réduction progressive du plaste s'accompagne d'une adaptation à la « nutrition animale », par disparition de la membrane cellulaire et émission du pseudopodes. C'est ainsi que, dans ses belles recherches, PASCHER nous a fait connaître toute une série de formes intermédiaires entre les Flagellés chlorophyl-

liens et les Rhizopodes : il existe, d'une part, de nombreuses Flagellées pourvues de chromatophores, mais dont la cellule est amœboïde à certaines phases de son existence; ces formes sont très nombreuses et beaucoup sont connues depuis très longtemps (*Chrysamœba*; *Chloramœba*... etc), d'autres ont des pseudopodes à l'état permanent, tel le curieux *Chrysarachnion* de PASCHER; chez d'autres enfin le plaste pâlit beaucoup, et devient extrêmement ténu : c'est le cas du *Rhyzochrysis*, véritable Rhizopode, muni d'un tout petit chromatophore, ou du *Chrysothylakion* qui, morphologiquement a les caractères d'un Foraminifère monothalame, mais se distingue par la présence de deux petits plastes colorés bacilliformes. Il suffira d'une insensible mutation pour faire disparaître toute trace de chromatophore, et réaliser le type intégral du Rhizopode. Ces phénomènes nous sont maintenant bien compréhensibles : sous l'influence des conditions du milieu, le chondriosome spécialisé qu'est le plaste perd peu à peu son pigment et s'amincit -corrélativement : en lisant les descriptions de PASCHER, on a l'impression, au niveau de *Rhyzochrysis* ou de *Chrysothylakion*, que le plaste est déjà à l'état de chondrioconte et qu'il ne se distingue plus que par un résidu de pigment. Enfin chez les Rhizopodes typiques, il n'existe plus au sein du chondriome homogène, tel que l'ont fait connaître les recherches de FAURÉ-FRÉMIET.

Ce cas des Protozoaires (fig. 22) n'est autre que celui de la cellule animale; et l'on voit comment on peut faire dériver le chondriome des animaux de celui des Végétaux verts, par une régression progressive des éléments mitochondriaux adaptés à la fonction chlorophyllienne, par une véritable atrophie, devenant, en fin de compte, défi-

mitive et complète. Il ne reste plus, dans la cellule animale que les chondriosomes correspondant à la variété dite inactive des Végétaux verts; mais cette variété, qui

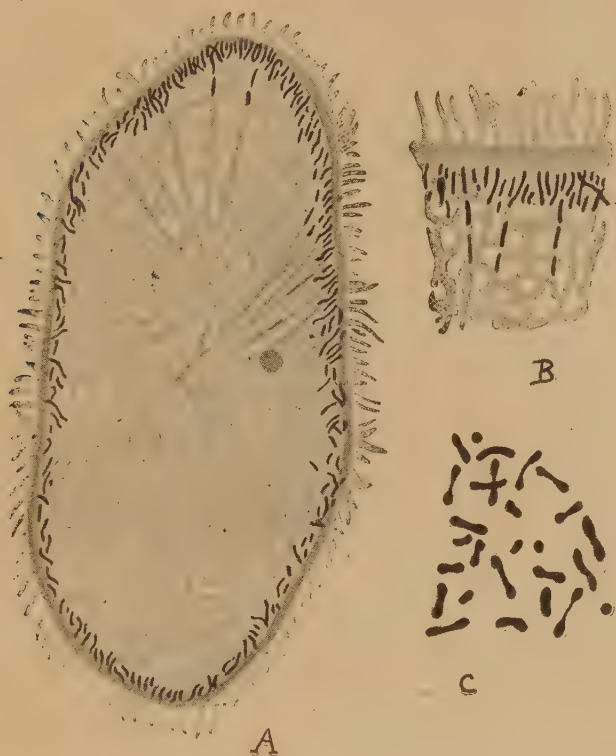


FIG. 22. — Chondriosomes des Protozoaires.

A et B. *Balantidium* et ses chondriosomes (d'après LÉGER et DUBOSCO).

C. Chondriosomes de *Campanella Umbellaria*, dont certains en voie de division (d'après FAUVEL-FRÉMY).

n'était subordonnée à l'autre, dans les Végétaux verts, que par suite de la prépondérance de la fonction chlorophyllienne dans la physiologie de ces plantes, s'épanouit complètement dans le protoplasme animal, y préside à de nombreuses sécrétions et y présente les mêmes

attitudes que le chondriome chlorophyllien (fig. 23).

Les transformations des Algues flagellées sont donc très intéressantes, car elles nous montrent par quel



FIG. 23

A droite : Figure inférieure, cellules hépatiques du Rat (Gr. 4800). — Figure supérieure, détail du chondriome de la cellule hépatique du Rat.

A gauche : Figure inférieure, cellule du parenchyme cortical de la racine de courge. — Figure supérieure, détail du chondriome de la même cellule.

(D'après NOEL.)

mécanisme peuvent apparaître dans la nature, d'une façon durable, des êtres dépourvus de chlorophylle; or, ce mécanisme est identique à celui par lequel naissent chez des Algues évoluées, des différenciations purement fonctionnelles et momentanées.

C'est pourquoi, sans insurmontables difficultés, nous pourrions supposer maintenant que, sous l'influence de conditions adéquates, agissant en permanence, ces différenciations locales et momentanées se généralisent à tout le thalle et deviennent durables. Un Champignon est réalisé. Il n'existe aucune différence apparente, au point de vue cytologique, entre un rhizoïde de *Lemanea* et un filament mycélien d'Ascomycète : dans les deux cas, le cytoplasme est rempli de longs chondriocontes, parfois vésiculeux ; dans les deux cas, il est imprégné d'une substance plus ou moins voisine du glycogène. Mais la ressemblance est superficielle, car dans le Champignon, qui ne peut pas verdier, la variété mitochondriale adaptée à la fonction chlorophyllienne est définitivement disparue, tandis qu'elle existe, latente, dans les rhizoïdes de l'Algue. Il ne faut cependant peut-être pas donner à l'hypothèse une part bien grande, pour faire dériver d'un type ancestral, voisin des *Lemanea* et de tant d'autres Floridées ayant les mêmes caractères, moins spécialisé toutefois, et plus plastique qu'elles ne le sont aujourd'hui, un Ascomycète comparable aux Laboulbéniciées.

Si, à l'origine de certains Eumycètes, on peut apercevoir plus ou moins nettement des Algues rouges, il paraît possible que des Siphomycètes (fig. 24) dérivent d'Algues voisines des Siphonées actuelles, ayant été placées dans des conditions (saprophytisme ou parasitisme) provoquant la décoloration des plastes. Ces conditions s'étant maintenues d'une façon permanente, les chondriosomes adaptés à la photosynthèse se sont peu à peu atrophiés dans cette perpétuelle inactivité ; ils ont fini par disparaître. Mais l'autre variété mitochondriale est demeurée, et, comme dans la cellule animale, elle

assure évidemment des fonctions très importantes au sein du cytoplasme ; ses éléments revêtent exactement les aspects des chondriosomes chlorophylliens ; les

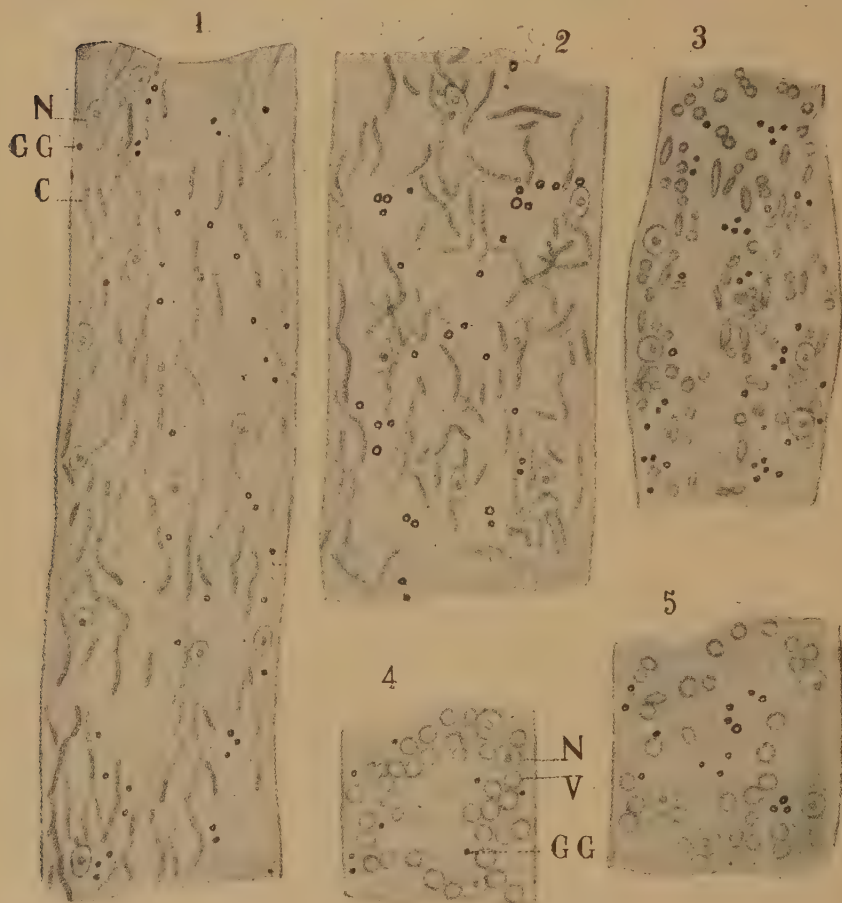


FIG. 24. — Chondriome de *Saprolegnia*.

N. Noyaux. G. G. : globules graisseux.

En 1 et 2 : chondriosomes normaux.

En 3, 4, 5, noter les aspects vésiculeux des chondriosomes altérés.

(d'après GUILLERMOND)

ressemblances sont même si grandes qu'A. MEYER, qui avait entrevu les chondriosomes des Saprolegniacées

(*Achlya*) les avait décrits sous le nom significatif de *leucoplastes* : nouvelle preuve de l'unité fondamentale de tous ces éléments.

Pour être complet, nous rappellerons les notions classiques que nous avons sur les dérivés achlorophylliens des Végétaux supérieurs, depuis les Hépatiques décolorées par la vie en commun avec un Champignon, les Lycopodinéés dépourvues de chlorophylle pour la même raison, et les nombreux genres incolores de Phanérogames : Orchidées épiphytes, Orobanches, Monotropacées, etc... On doit reconnaître cependant que toutes ces formes sont moins profondément adaptées à la vie saprophyte que les Champignons — parce que leur physiologie garde encore, dans une certaine mesure, l'empreinte de la fonction chlorophyllienne manifestée par la permanence de la variété mitochondriale élaboratrice, qui, si elle ne forme plus de chloroplastes, produit dans quelques types tout au moins, des amyloplastes et des chromoplastes typiques. Ainsi certains Végétaux vasculaires se sont arrêtés, dans leur formation de dérivés incolores, au stade représenté, dans la série des Flagellées (*Chlamydomonas*) par *Polytoma* où l'amidon persiste encore ainsi que le point rouge. C'est le cas, par exemple de *Conopholis*, récemment étudiée par MOTTIER. D'autres, au contraire, paraissent beaucoup plus éloignés du type chlorophyllien, ne renfermant plus d'amidon, mais, à la place de ce corps, des hydrates de carbone solubles, plus ou moins voisins du glycogène (*Monotropa*, par exemple). Il y aurait grand intérêt à étudier leur chondriome.

Cet essai de cytologie comparée illustre, mieux qu'aucune autre considération, les résultats obtenus dans ces

dernières années sur le chondriome et les plastes. Il montre, avec une remarquable netteté combien l'évolution de ces organites de la cellule, est comparable, que l'on examine des êtres inférieurs ou des Végétaux très évolués. Mais il montre aussi que, pour expliquer d'une façon logique et cohérente tous ces processus, pour dégager leur unité essentielle, sous les apparences les plus diverses, il faut admettre l'existence dans la cellule des Végétaux verts, de deux variétés de chondriosomes, l'une aux fonctions encore cachées, l'autre adaptée à la photosynthèse et qui, dans les organismes sans chlorophylle, s'est atrophiée, tandis qu'au contraire, la première s'est épanouie.

CONCLUSIONS

I. — Faits

1. — Grâce aux données nouvelles apportées par nos recherches, l'évolution des chromatophores (chloro-, phéo-, rhodoplastes) des Algues est maintenant bien connue. Ces organites persistent toujours dans les cellules reproductrices et se transmettent ainsi de génération en génération. Mais, tandis que, chez les Siphonées, les chloroplastes sont identiques à eux-mêmes pendant tout le cycle évolutif, ils subissent des variations très remarquables au cours du développement des autres Algues ; à certains stades, en effet, ils perdent plus ou moins complètement leur pigment et s'amincissent corrélativement : en même temps, ils deviennent très fragiles vis à vis des agents fixateurs, et certains liquides, couramment employés en histologie, les mélanges à base d'alcool ou d'acide acétique, les détruisent complètement. C'est ainsi que, chez les Phéophycées (Fucacées), les plastes des organes reproducteurs et des tissus embryonnaires, (point végétatif), assez pauvres en chlorophylle, ont la forme de bâtonnets à peine renflés, tandis que ceux des cellules périphériques, où l'activité photosynthétique est très intense, présentent l'aspect de gros globules. Dans les Floridées et dans les Characées, les variations subies

par les plastes sont encore beaucoup plus accentuées ; ces organites perdent en effet, dans certaines régions du thalle (organes reproducteurs, cellules végétatives non assimilatrices) la totalité de leur pigment, pour revêtir l'aspect de filaments minces, courts ou allongés, rectilignes ou flexueux, toujours très peu résistants vis à vis des fixateurs alcooliques ou acétiques ; à cet état, ils ont exactement *tous* les caractères des organites intracytoplasmiques connus depuis quelques années sous le nom de chondriosomes.

2. — A côté des chromatophores, il existe toujours, dans le cytoplasme des Algues, des grains, des bâtonnets ou des filaments présentant les mêmes réactions histochimiques que les chondriosomes, donc que les plastes décolorés, et se transmettant par division. Aussi est-il souvent très malaisé et, parfois même impossible, de les en distinguer à l'intérieur des cellules sans pigment ; mais, quand les plastes, entrant en activité, deviennent vésiculeux ou s'épaississent, les éléments bactériiformes ou granuleux qui ne prennent aucune part visible au processus élaborateur, ne changent ni d'aspect, ni de taille ; ils persistent avec les mêmes caractères, pendant tout le cycle évolutif de l'Algue.

3. — Nos recherches nous ont encore permis de résoudre le problème si controversé de la structure des anthérozoïdes des Fucacées : ces gamètes sont formés d'un noyau assez volumineux, entouré d'une couche cytoplasmique très appréciable, renfermant quelques chondriosomes granuleux, un plaste (point rouge), et un globule oléagineux.

4. — Nos études sur les chromatophores et autres éléments mitochondriaux des Algues nous ont en outre révélé que les grains d'« amidon », si nombreux dans le cytoplasme des Floridées, ne naissent pas, au moins dans beaucoup d'espèces différentes, aux dépens des plastes, que ceux-ci soient au repos ou en activité. Ils sont d'ailleurs formés, dans un grand nombre de types, sinon dans la généralité d'entre eux, par une substance beaucoup plus voisine du glycogène que de l'amidon.

5. — Le cytoplasme des Algues est encore creusé de vacuoles, le plus souvent très volumineuses et qui renferment des solutions aqueuses de composés divers (métachromatine, protéine, composés phénoliques). Toutes ces substances forment, dans certaines conditions, des précipités granuleux. Les précipités phénoliques sont particulièrement remarquables par leur abondance et les aspects qu'ils peuvent produire; ainsi, les corps étudiés depuis fort longtemps dans la cellule des Phéophycées, sous les noms de physodes, grains de fucosane... etc., ne sont autre chose que des précipités de cette nature.

6. — Enfin, on trouve dans le cytoplasme d'un très grand nombre d'Algues des globules, généralement très petits, parfois assez volumineux. Bien que leur taille soit, dans beaucoup de cas, voisine de celle des éléments mitochondriaux granuleux, il est impossible à l'observateur tant soit peu attentif de les confondre avec ces éléments. Ils s'en distinguent en effet par tout un ensemble de caractères nombreux et saillants (grande réfringence sur le vivant; brunissement par OsO_4 , etc...); et, par des

réactions microchimiques appropriées, on peut reconnaître qu'ils représentent des inclusions de nature lipoïde.

II. — Interprétations

1. — Nous avons mis en évidence le fait très remarquable de la variabilité des plastes : dans certaines conditions, et spécialement au cours de la maturation des cellules reproductrices, les chromatophores se décolorent et s'amincissent pour prendre l'aspect et les caractères histo-chimiques des chondriosomes. Ce sont ces éléments qui formeront les plastes du nouvel individu, en s'épaississant et en se chargeant de pigment. La seule interprétation que l'on puisse tirer de ces données est la suivante : les plastes sont de nature mitochondriale ; ce sont des chondriosomes doués de fonctions sécrétrices très étendues ; lorsqu'ils sont en activité, le produit élaboré masque jusqu'à un certain point leur vraie nature ; mais, lorsqu'ils sont au repos, ils se montrent avec tous leurs caractères distinctifs. Il convient encore de relever que tout plaste provient d'un plaste préexistant, c'est à dire d'un autre organite présentant, sinon la même forme que lui, du moins des propriétés physiologiques identiques.

2. — Nous avons montré cet autre fait : il existe toujours, dans le cytoplasme des Algues, des éléments granuleux ou filamenteux présentant les réactions histo-chimiques et les caractères morphologiques des chondriosomes ; nous leur attribuerons donc cette signification ; mais ils ne prennent part à aucun processus

visible d'élaboration, ce qui ne permet pas de les rattacher à la lignée des plastes.

3. — Nous en arrivons donc à cette notion très importante de l'existence, dans la cellule des Algues, de deux sortes, deux catégories de chondriosomes; les uns, constituant la lignée des plastes, sont doués d'une activité sécrétoire déterminée; ils sont spécialisés dans l'élaboration des substances que produit, dans une plante verte, l'activité photosynthétique; — les autres jouent un rôle qui reste encore inconnu, parce qu'il ne se traduit par aucune attitude morphologique caractéristique. Ces deux variétés de chondriosomes représentent le chondriome de la cellule des Algues.

4. — Les éléments appartenant au système vacuolaire (vacuoles; précipités protéiniques ou métachromatiques; dépôts phénoliques), se distinguent parfaitement, chez les Algues, des chondriosomes; ni au point de vue morphologique, ni au point de vue microchimique, il n'est possible de confondre ces deux formations. — De même, nous avons relevé plus haut les différences extrêmement nettes qui interdisent toute confusion entre les granulations lipoïdes (microsomes) et les mitochondries.

5. — Ces résultats, très précis, nous fournissent un critère sûr pour juger les diverses conceptions émises sur la morphologie de la cellule végétale. Les théories de RUDOLPH, SAPEHIN, SCHERRER, ou celle de DANGEARD, ne peuvent expliquer les faits que nous avons observés; les idées de MEVES sont beaucoup plus fécondes; de même celles de MOTTIER; mais elles ne cadrent cependant pas

avec toutes nos conclusions. Seule, la théorie récente de GUILLIERMOND, admettant, dans la cellule des Végétaux verts, l'existence de deux variétés mitochondriales, permet d'accorder nos résultats avec ceux obtenus par l'étude des autres groupes du Règne végétal, et même par l'étude de la cellule animale.

6. — Aussi avons-nous clos notre travail par une courte synthèse où nous avons pu réunir, grâce aux données précises fournies par nos recherches, dans une vue d'ensemble, tous les aspects revêtus par l'évolution des plastes chez les Végétaux.

Nous voulons espérer que, non seulement ces résultats très généraux, mais encore les solutions apportées par nos travaux à quelques problèmes d'intérêt plus spécial, marqueront, malgré leurs lacunes, un progrès de nos connaissances dans le double domaine de la Cytologie et de l'Algologie.

Lyon, le 30 juin 1921.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN (C.-E.). Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, Bd. XXIII, 1905.
- ALTMANN (R.). Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig, 1894.
- ALVARADO. Plastosomas y leucoplastos en algunas Fanerogamas. *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas de la Universidad Madrid*, 1918.
- El condrioma y el systema vacuolar en la células vegetales. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 1918.
- Sobre el estudio del condrioma de la célula vegetal con el método tano argéntico. *Ibid.*, 1918.
- ARNOLDI (W.). Materialien zur Morphologie der Meeressiphonien. II. Bau des Thalloms von *Dictyosphaeria*. *Flora*, N. F. 5, 1913.
- ASVADOUROVA (NÍNA). Recherches sur la formation de quelques cellules pigmentaires et des pigments. *Arch. d'Anat. Microsc.*, 1913.
- ATHIAS. Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire des Cheiroptères. *Arch. de Biol.*, 1914.
- BEAUVERIE (J.). Sur le chondriome d'une Urédinée, le *Puccinia Malvacearum*. *C. R. soc. de Biol.*, t. LXXXVI, 1914.
- Sur le chondriome des Basidiomycètes. *C. R. Acad. de Sc.*, t. CLVIII, 1914.
- BEHRENS (J.). Beitrag zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, Bd. IV, 1886.
- BELZUNG (ER.). Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. *Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 7^e Série, t. V, 1887.
- BENDA. Die Mitochondria. *Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch.*, 1903.

- BENSLEY (R.-R.). On the nature of the canalicular apparatus of Animal cells. *Biolog. Bull.*, vol. XIX, 1910.
- BERTHOLD (G.). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. *Jahrb. f. wiss. Botanik*, Bd. XIII, 1882.
- Studien über Protoplasma-mechanik. Leipzig, 1886.
- BORODIN. Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung von *Vaucheria sessilis*. *Botan. Zeitung*, Bd. XXXVI, 1878.
- BOWER. On the development of the conceptacle in the Fucaceæ. *Quarterly Journ. of Microsc. Science*, t. XX, 1880.
- BRUNS (E.). Ueber die Inhaltskörper der Meeresalgen. *Flora*, Bd. LXXIX, 1894.
- BUTSCHLI. Untersuchungen über mikroskopische Schaume und das Protoplasma. Leipzig, 1892.
- CAVERS (F.). Chondriosomes (Mitochondria) and their significance. *New. Phyt.*, vol. XIII, 1914.
- CHAMPY (CH.). Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Arch. d'Anat. Microsc.*, 1911.
- Recherches sur la spermatogenèse des Batraciens. *Arch. de Zool. Expér. et Gén.*, 1914.
- CHODAT (R.). Principes de Botanique. Genève, Atar, 1921.
- COMBES (R.). Le processus de formation des pigments anthocyaniques. *Rev. Gén. de Bot.*, 1914.
- COWDRY (N. H.). A comparison of mitochondria in plant and animal Cells. *Biolog. Bull.*, 1917.
- CRATO (E.). Die Physode, ein Organ des Zellenleibes. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. X, 1892.
- Ueber die Hansteen'schen Fucosankörner. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. XI, 1893.
- Morphologische und Mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. *Bot. Zeitung*, Bd. LI, 1893. (Inaug.-Diss. Kiel, 1893.)
- Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Elementarorganismen. *Cohn's Beiträge zur Biol. der Pflanzen*, Bd. VII, 1896.
- DANGEARD (P.-A.). Note sur les corpuscules métachromatiques des Levures. *Bull. Soc. Mycol. de France*, t. XXXII, 1916.
- La métachromatine des Mucorinées. *Ibid.*

- DANGEARD (P.-A.) La métachromatine chez les Algues et les Champignons. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1916.
- Sur la nature et le rôle du chondriome. *C. R. Acad. des Sc.*, 1916.
 - Nouvelles recherches sur la nature du chondriome et ses rapports avec le système vacuolaire. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1916.
 - Le chondriome du *Saprolegnia* ; sa nature et son rôle. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1918.
 - Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXIX, 1919.
 - La structure de la cellule végétale et son métabolisme. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
 - Vacuome, plastidome et sphérome chez *Salaginella Kraussiana*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
 - Vacuome, plastidome et sphérome chez *Asparagus verticillatus*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXI, 1920.
- DANGEARD (PIERRE). Sur l'évolution du système vacuolaire chez les Gymnospermes. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
- L'évolution des grains d'aleurone en vacuoles ordinaires pendant la germination du Pin maritime. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1921.
- DARBISHIRE (O -V) Die *Phyllophora* Arten der westlichen Ostsee deutschen Anteils. *Wiss. Meeresunters.*, N. F. 1, Abt. Kiel, 1895.
- DERSCHAU (VON). Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. *Arch. f. Zellforsch.*, 1914.
- DUBREUIL (G.). Le chondriome et le dispositif de l'activité sécrétoire aux différents stades du développement des éléments cellulaires de la lignée connective descendant du lymphocyte. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1913.
- DUESBERG (J.). Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. *Arch. f. Zellforsch.*, 1910.
- Recherches cytologiques sur la fécondation des Ascidiens et sur leur développement. *Contributions to Embryology* N° 8. *Publication* N° 223 of the *Carnegie Institution of Washington*, 1915.

- EMBERGER (L.). Évolution du chondriome chez les Cryptogames vasculaires. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
- Évolution du chondriome dans la formation du sporange chez les Fougères. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
- Étude cytologique de la Sélaginelle. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
- Étude cytologique des organes sexuels des Fougères. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXI, 1920.
- Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. *Arch. de Morphol. Exp. et Gén.*, t. I, 1921.
- ERRERA (LÉO). L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des Végétaux. *Thèse de l'Université de Bruxelles*, 1882.
- ESCOYEZ (EUD.). Caryocinèse, centrosome et kinoplasme dans le *Stypocaulon scoparium*. *La Cellule*, t. XXV, 1907-1909.
- FAURÉ-FRÉMIET. Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1911.
- Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocéphala*. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1912.
- FAURÉ-FRÉMIET, MAYER et SCHAEFFER. Sur la constitution et le rôle des mitochondries. *C. R. Soc. de Biol.*, 1909.
- Sur les réactions chimiques des mitochondries. *Ibid.*
- FAVRE (M.). Sur les filaments d'HERXHEIMER de l'épiderme humain. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
- FLEISSIG (P.). Ueber die physiologische Bedeutung der ölartigen Einschlüsse in der *Vaucheria*. *Inaug. Diss. Bâle*, 1900.
- GODLEWSKI (EMIL. JUN.). Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden und Crinoïden familie. *Arch. f. Entwicklungsmech.* Bd. XX, 1906.
- GOLDSCHMIDT. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierenden Gewebezellen. *Zool. Jahrbuch. Abt. f. Anat.*, Bd. XXI, 1904.
- GUIGNARD (L.). Développement et constitution des anthérozoïdes. Algues. *Rev. Gén. de Bot.*, t. I, 1889.
- GUILLIERMOND (A.). Recherches cytologiques sur les Levures et quelques Champignons à formes levures. *Thèse Sorbonne*, 1902.
- Les corpuscules métachromatiques. *Bull. de l'Instil. Pasteur*, 1905.
- A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. *Arch. f. Protistenkunde*, 1910.

- GUILLIERMOND (A.). Sur les mitochondries des cellules végétales. *C. R. Acad. des Sc.*, 1911.
- Recherches sur l'origine des plastes (chloro-, amylo-, et chromoplastes), et sur le mode de formation de l'amidon. Contribution à l'étude des mitochondries de la cellule végétale. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1912.
 - Sur les mitochondries des Champignons. *C. R. Soc. de Biol.*, 1913.
 - Nouvelles observations sur le chondriome des Champignons. *C. R. Acad. des Sc.*, 1913.
 - Sur la signification du chromatophore des Algues. *C. R. Acad. des Sc.*, 1913.
 - Sur l'étude vitale du chondriome dans les cellules épidermiques de la fleur d'*Iris*. *C. R. Soc. de Biol.*, 1913.
 - Recherches cytologiques sur le mode de formation des pigments anthocyaniques. *Rev. Gén. de Bot.*, 1914.
 - Nouvelles observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris Germanica*. *C. R. Soc. de Biol.*, 1915. (Deux notes.)
 - Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues. *Rev. Gén. de Bot.*, 1915.
 - Sur une méthode nouvelle permettant la coloration des grains d'amidon au sein des mitochondries. *C. R. Soc. de Biol.*, 1916.
 - Recherches sur l'origine des chromoplastes et le mode de formation des pigments carotiniens et xanthophylliens. *C. R. Acad. des Sc.*, 1917.
 - Sur les caractères et les altérations du chondriome des cellules épidermiques de la fleur de Tulipe. *C. R. Acad. des Sc.*, 1917.
 - Contribution à l'étude de la fixation du cytoplasme. *C. R. Acad. des Sc.*, 1917.
 - Sur la plasmolyse des cellules épidermiques de la feuille d'*Iris Germanica*. *C. R. Acad. des Sc.*, 1918.
 - Sur la nature et la signification du chondriome dans la cellule végétale. Réponse à quelques objections. *C. R. Acad. des Sc.*, 1918.
 - Sur le chondriome des Champignons. A propos des travaux récents de M. DANGEARD. *C. R. Soc. de Biol.*, 1918.

- GUILLIERMOND (A.). Mitochondries et système vacuolaire. *C. R. Acad. des Sc.*, 1918.
- Sur la métachromatine et les composés phénoliques. *C. R. Acad. des Sc.*, 1918.
 - Sur la signification du chondriome. *Rev. Gén. de Bot.*, 1918.
 - Sur le chondriome et l'ergastoplasme dans le sac embryonnaire des Liliacées. *C. R. Acad. des Sc.*, 1919.
 - Sur l'origine mitochondriale des plastides. Réponse à un travail de M. MOTTIER. *Ann. des Sc. Nat. — Bot.*, 1919.
 - Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments carotiniens et xanthophylliens. *Rev. Gén. de Bot.*, 1919.
 - Sur les éléments figurés du cytoplasme. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
 - Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
 - Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
 - Sur la métachromatine des Champignons. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - Sur l'origine des vacuoles dans les cellules de quelques racines. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - Sur la coexistence, dans la cellule végétale, de deux variétés distinctes de mitochondries. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - Observation vitale du chondriome des Champignons. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - A propos de deux notes récentes de M. DANGEARD. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - Sur le sphérome de M. DANGEARD. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire dans les Végétaux. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXI, 1920.
 - Observations vitales sur le chondriome d'un *Saprolegnia*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
 - Recherches cytologiques sur le cytoplasme d'un *Saprolegnia*. *La Cellule*, t. XXX, 1920.
 - A propos de la constitution morphologique du cytoplasme. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXII, 1921.

- GUILLIERMOND (A.). A propos d'un travail de MEVES sur le chondriome de la cellule végétale. *C. R. Soc. de Biol.*, 1921.
- Sur les caractères et l'évolution du chondriome dans les végétaux chlorophylliens. *C. R. Soc. de Biol.*, 1921.
 - Les constituants morphologiques du cytoplasme. *Bull. Biol. de la Fr. et de la Belg.*, t. LIV, 1921.
 - Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les Végétaux : chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipoides. *Arch. de Biol.*, t. XXXI, 1921.
 - A propos de l'origine de l'anthocyane. *C. R. Soc. de Biol.*, 1921.
 - Sur les microsomes et les formations lipoides de la cellule végétale. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXII, 1921.
- HANSEN (A.). Ueber Stöfbbildung bei den Meeresalgen. *Mitth. aus d. Zool. St. zu Neapel*. Bd. XI, 1893.
- HANSTEEN (B.). Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. *Jahrb. f. wiss. Botan.* Bd. XXIV, 1892.
- Ueber das Fucosan als erstes scheinbares Produkt der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXV, 1900.
- HANSTEIN. Das Protoplasma als Trager der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg, 1888.
- HENCKEL (A.). Ueber den Bau der vegetativen Organen von *Cystoclonium purpurascens*. *Nyt. Magaz. for Naturvidenskaberne*, Bd. XXXIX, 1901.
- HOVEN (H.). Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. VIII, 1912.
- Sur l'histologie du système nerveux périphérique chez le Poulet et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation. *Arch. de Biol.*, t. XXV, 1910.
- HUNGER (F.-W.-T.). Ueber das Assimilationsprodukt der Dictyotaceen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXVIII, 1902.
- KOCH (L.). Untersuchungen über die bisher für Öl oder Phloroglucin gehalt. Inhaltskörper der Fucaceen. *Inaug. Diss.*, Rostock, 1896.
- KOLKWITZ (R.). Beiträge zur Biologie der Florideen. *Wiss. Meeresuntersuch.* N. F., Bd. IV, Abt. Helgoland, 1900.

- KOZŁOWSKI (A.). Ueber Neubildung der Plastiden aus Chondriosomen in den Pflanzenzellen. *Bull. Acad. Polonaise des Sc. et des Lettres. (Classe des Sc., Série B.)*, 1919.
- KUCKUCK (P.). Beiträge zur Kenntnis der *Ectocarpus*-Arten der Kieler Förde. *Bot. Centrabl.*, Bd. XLVIII, 1891.
- KYLIN (H.). Ueber die Inhalstkörper der Fucoïdeen. *Arkiv för Botanik*, Bd. XI, 1912.
- Zur Biochemie der Meeresalgen. *Zeitschr. f. physiol. Chem.*, Bd. LXXXIII, 1913.
 - Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. *Zeitschr. f. physiol. Chem.*, Bd. XCIV, 1915.
 - Ueber den Bau der Spermatozoïden der Fucaceen. *Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch.*, Bd. XXXIV, 1916.
 - Weitere Beiträge zur Biochemie der Meeresalgen. *Zeitschr. f. physiol. Chem.*, Bd. CI, 1918.
 - Über die Fucosanblasen der Phæophyceen. *Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd. XXXVI, 1918.
- LE TOUZÉ (H.). Contribution à l'étude histologique des Fucacées. *Rev. Gén. de Bot.*, t. XXIV, 1912.
- LEVI (G.). Sulla presenta partecipazione dei condriosomi alle differenziazione cellulare. *Archiv. di Anatom. & di Embryol.*, 1911.
- Noti citol. sulle cellule somatiche del ovario dei Mammiferi. *Archiv f. Zellforschung.*, 1913.
- LEWIS (M. R.) et LEWIS (W.-H.). Mitochondria (and other cytoplasmic structures) in tissue cultures. *Americ. Journ. of Anat.*, vol. XXVII, 1915.
- LEWITSKY (G.). Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. XXVIII, 1910.
- Vergleichende Untersuchungen über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen. *Ibid.*, Bd. XXIX, 1911. (PP. 685-696.)
 - Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea*. *Ibid.*, (pp. 697-703).
- MEYER (ARTHUR). Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, und Chemie des Volutins. *Botan. Zeitg.*, 1904.
- Bemerkungen zu G. LEWITSKY : Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. *Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, 1911.

- MEYER (ARTHUR). Die Allinante. Zugleich eine Antwort auf die Darstellung von GUILLIERMOND. *Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, 1916.
- MIRANDE (M.). Sur la métachromatine des *Chara*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXVII, 1918.
- Sur le chondriome, les chloroplastes et les corpuscules nucléolaires des *Chara*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXVIII, 1919 (février).
 - Sur la formation cytologique de l'amidon et de l'huile dans l'oogone des *Chara*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXVIII, 1919 (mars).
- LUNA (E.). Ricerche sulla biologia dei condriosomi. Condriosomi e pigmento retinico. *Archiv. f. Zellforsch.*, 1914.
- LUNDEGARD (H.). Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Ueber Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia faba*. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, 1910.
- MANGENOT (G.). Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les Fucacées. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920. (Deux notes.)
- Sur l'évolution du chondriome et des plastes dans l'anthéridie des Fucacées. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - A propos du chondriome des *Vaucheria*. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXX, 1920.
 - Sur l'évolution des chromatophores et le chondriome chez les Floridées. *Ibid.*
 - Sur les formations graisseuses des *Vaucheria*. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
 - Sur les « grains de fucosane » des Phéophycées. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXII, 1921.
 - Documents concernant l'« amidon » des Algues Floridées. *C. R. Soc. de Biol.*, 1921.
 - La structure des anthérozoïdes des Fucacées. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXII, 1921.
- MANGENOT (G.) et EMBERGER (L.). Sur les mitochondries dans les cellules animales et végétales. *C. R. Soc. de Biol.*, 1920.
- MASCRÉ. Recherches sur le développement de l'anthère chez les Solanacées. *Thèse Sorbonne*, Paris, 1921.
- MEVES (FR.). Ueber den von V. La Valette Saint-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. LVI, 1900.

- MEVES (Fr.). Ueber olygopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXI, 1903.
- Ueber das Vorkommen von Mitochondrien (resp. Chondriomiten) in Pflanzenzellen. *Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, 1904.
 - Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXX, 1907.
 - Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Zytologische studien am Hühnerembryo. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXII, 1908.
 - Ueber die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXVI, 1911.
 - Ueber das Verhalten des plastomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mamillata*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXII, Abt. II, 1913.
 - Was sind die Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. Retzius. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXV, Abt. I, 1914.
 - Ueber Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXVII, Abt. II, 1915.
 - Ueber den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (*Mytilus edulis*). *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXVII, Abt. II, 1915.
 - Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante von A. MEYER. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. XXXIV, 1916.
 - Historisch-Kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXIX, Abt. I, 1917.
 - Ueber Umwandlung von Plastosomen in Sekretkügelchen nach Beobachtungen an Pflanzenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XC, Abt., 1918.
 - Zur Kenntnis des Baues pflanzlichen Spermien. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XCI, Abt. II, 1918.
 - Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XCII, Abt. II, 1918.

- MEVES (Fr.). Ueber Samenbildung und Befruchtung bei *Oxyuris ambigua*. *Arch. f. mikr. Anat., (Festschrift Hertwig)*, 1920.
- MOREAU (F.). Le chondriome et la division des mitochondries chez les *Vaucheria*. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. LXI, 1914.
- Sur la formation des corpuscules métachromatiques dans les mitochondries granuleuses. *C. R. Soc. de Biol.*, 1914.
- MOREAU (M^{me} F.). Les corpuscules métachromatiques des Algues. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1913.
- Le chondriome des Urédinées. *C. R. Soc. de Biol.*, 1914.
- MOTTIER (D. M.). Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts. *Ann. of Botany*, vol. XXXII, 1918.
- Plastids. *Proceedings of National Academy of Science*, 1918.
- On certain plastids with special reference to the protein bodies of *Zea*, *Ricinus* and *Conopholis*. *Ann. of Botany*, vol. XXXV, 1921.
- NADSON (G. A.) et BRULLOWA (L. P.). Zellkerne und metachromatische Körner bei *Vaucheria*. *Aus dem Botan. Laborat. des medicinischen Frauen Instit. zu Sankt-Petersburg*, N^o XVII, 1908.
- NÆGELI. Die Stärkekörner, 1858.
- NICOLOSI-RONCATI (F.). Formazioni endocellulari nelle Rodoficee. *Boll. Soc. Bot. Ital.*, 1912.
- Genesi dei cromatofori nelle Fucoidee. *Boll. Soc. Bot. Ital.*, 1912.
- NOACK (K. L.). Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. *Zeitschr. f. Botanik. Heft.1*, 1921.
- NOEL (R.). Sur l'élaboration de grains de sécrétion par le chondriome de la cellule hépatique chez la Grenouille. *C. R. Soc. de Biol.*, 1921.
- Sur quelques attitudes fonctionnelles du chondriome de la cellule hépatique. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXXII, 1921.
- OLTMANN (Fr.). Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. *Bibliotheca Botanica*, Heft. XIV, 1889.
- Morphologie und Biologie der Algen. *Jena. G. FISCHER*, 1904.
- PASCHER (A.). Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen. *Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd. XXXIV, 1916.
- Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. XXXVIII, 1917.

- PENSA (A.). Alcune formazioni endocellulari nei Vegetali. *Anat. Anzeig.*, 1910.
- Osservazioni di morfologia et biologia cellulare nei Vegetali. *Arch. f. Zellforschung*, 1912.
 - Fatti e considerazioni a proposito di alcune formazioni endocellulari dei Vegetali. *Memorie del R. Istituto Lombardo d. Scienze e Lett.*, 1917.
- PHILLIPS (R. W.). The development of the Cystocarp in Rhodomeniales. II. Delesseriaceæ. *Ann. of Botan.*, vol. XII, 1898.
- POLICARD (A.). Sur le rôle du chondriome dans la formation des cristaux intraprotoplasmiques d'hémoglobine dans la cellule hépatique. *Bibliogr. Anat.*, t. XII, 1912.
- PRENANT. L'origine mitochondriale des grains de pigment. *C. R. Soc. de Biol.*, 1913.
- REGAUD (CL.). Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les Ophidiens et les Amphibiens). *C. R. Soc. de Biol.*, 1909.
- Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. XI, 1910.
 - Les mitochondries, organites du protoplasma, considérés comme les agents de la fonction éclectique et pharmacopexique de la cellule. *Revue de Médecine*, 1911.
- REGAUD (CL.) et MAWAS (J.). Sur la structure du protoplasme (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules des canaux excréteurs et dans les cellules séro-zymogènes des acini de quelques glandes salivaires des Mammifères. *Assoc. franç. des Anat.*, 1909.
- REINKE (J.). Beiträge zur Kenntnis der Tange. *Jahrb. f. wiss. Botan.* Bd. X, 1876.
- RETZIUS (G.). Ueber die Spermien der Fucaceen. *Arkiv for Botanik*, Bd. V, 1906 ; et *Biolog. Unters. von Prof. Dr G. Retzius*, N. F., Bd. XIII, Stockholm, 1906.
- ROSANOFF. Notice sur le pigment rouge des Floridées. *Ann. des Sc. Nat. — Botanique*, t. IV, 1865.
- RUBASCHKIN (W.). Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. *Anatom. Hefte*, 1910 et 1913.
- RUDOLPH (K.). Chondriosomen und Chromatophoren. *Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd. XXX, 1912.

SAPEHIN (A.-A.). Ein Beweis der Individualität der Plastiden *Ber. deutsch. Botan. Gesellsch.*, Bd. XXXI, 1913.

— Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. *Archiv f. Zellforschung*, Bd. XIII, 1915.

SAUVAGEAU (C.). Sur deux *Fucus* récoltés à Arcachon (*Fucus platycarpus* et *F. lutarius*). *Bull. Stat. biolog. d'Arcachon*, 1908.

— Sur les « glandes à mucilage » de certains Laminaires. *C. R. Acad. des Sc.*, 1916.

SCHERRER (A.). Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. *Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch.*, Bd. XXXI, 1913.

SCHIMPER (A.-F.-W.). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, Bd. XVI, 1885.

— Sur l'amidon et les leucites. *Ann. des Sc. Nat.—Bot.*, série VII, vol. VI, 1887.

SCHMITZ (FR.). Die Chromatophoren der Algen. *Verhandl. des naturh. vereins der preussischen Rheinlande und Westfalens*, Bonn, 1883.

— Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, Bd. XV, 1884.

SCHWARZ. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma. Breslau, 1887.

SIRODOT (L.). Études sur la famille des Lémnécées. *Ann. des Sc. Nat. Bot.*, série V, vol. XVI, 1872.

SMIRNOW (VON). Ueber die Mitochondrien und die Golgischen Bildungen. *Anatom. Hefte*, 1907.

STRASBURGER (ED.). Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, Bd. XXX, 1897.

SVEDELIUS (N.). Ueber den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea*. *Svensk. Botanisk Tidskrift*, Bd. V, 1911.

— Ueber die Zystokarpienbildung bei *Delesseria sanguinea*. *Svensk Botanisk Tidskrift*, Bd. VIII, 1914.

SWINGLE (W.-T.). Zur Kenntnis der Kern und Zelltheilung bei den Sphacelariaceen. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, Bd. XXX, 1897.

— Two new organs of the plant cell. *Botan. Gazette*, vol. XXV, 1898.

TERNETZ (CH.). Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis*. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, Bd. LI, 1912.

- THURET (G.). et BORNET (E.). Études phycologiques. Paris, 1878.
- TUNMANN (O.). Anatomie und Inhaltsstoffe von *Chondrus crispus*. *Apotheker Zeitung*, 1909.
- VAN TIEGHEM (PH.). Note sur les globules amylicés des Floridées et des Corallinées. *Ann. des Sc. Nat.— Bot.*, série V, t. IV, 1865.
- Traité de Botanique.
- VERNE (J.). Les pigments léguméraires des Crustacés Décapodes. *Thèse Sciences*, Paris, 1921.
- WALZ. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Gattung *Vaucheria*. *Jahrb. f. wiss. Botan.*, Bd. V, 1866-1867.
- WOLFE (J.-J.). Cytological Studies on *Nemalion*. *Annals of Botany*, 1904.
- YAMANOUCHI (S.). The life-history of *Polysiphonia violacea*. *Botan. Gazette*, vol. XLI, 1906.
- ZACHARIAS (E.). Ueber Kern- und Zelltheilung. *Botan. Zeitg.*, 1888.
- ZIMMERMANN (A.). Die Botanische Mikrotechnik. Tübingen, 1892.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Constituants morphologiques du cytoplasma des *Vaucheria*.

- FIG. 1. — Filament de *Vaucheria terrestris*. Fixation au liquide de Meves. Coloration par le procédé de Küll. Les plastes (Pl.) sont au repos. Les chondriosomes (Ch.) sont tous du type granuleux ; ils sont, eux aussi, au repos. Plusieurs noyaux (N.) sont visibles.
- FIG. 2. — Filament de *Vaucheria terrestris*, Meves-Küll. Les plastes (Pl.) sont tous en voie de division, d'où leur forme en fuseau avec, souvent, une constriction à l'équateur. Les chondriosomes sont aussi en voie de division, comme en témoignent leurs formes allongées et en haltères (Ch. d.). Noter les globules lipo-graisseux (Gr.) élaborés par les plastes.
- FIG. 3. — Filament de *Vaucheria* sp. observé directement sur le vivant. Entre les chloroplastes (Pl.), dont beaucoup sont en voie de division, et dont certains élaborent des graisses (Gr.), on distingue les chondriosomes, en forme de grains, de courts bâtonnets ou d'haltères. On aperçoit aussi quelques noyaux, et deux très petits globules lipoïdes isolés dans le cytoplasme.
- FIG. 4. — Fragment d'un filament semblable, observé à un grossissement un peu plus élevé ; quatre sphérules lipoïdes protoplasmiques (Gl. l.) sont isolés au milieu des chondriosomes.
- FIG. 5. — Filament de *Vaucheria* sp. observé sur le vivant après coloration au rouge neutre. On voit, outre les plastes, les chondriosomes (dont certains, un peu altérés, sont vésiculeux) et les noyaux, d'abondants précipités, très colorés de substances tannoïdiques (T.). Noter les formes bizarres de ces précipités : massues, fuseaux, ovoïdes ; et fines granulations.
- FIG. 6. — Filament de *Vaucheria terrestris*, coloré au rouge neutre, mais observé à un plus fort grossissement. Les précipités neutrophiles, moins abondants que dans le cas précédent, sont réduits à quelques grains, qui représentent sans doute les corpuscules métachromatiques (C. M.). Les tannoïdes sont sans doute absents dans cette région du siphon.

On voit, en outre, des grains et des bâtonnets mitochondriaux et des granulations lipoides (*Gl. l.*) très réfringentes.

Les figures 1, 2, 3 et 5 sont dessinées à l'échelle placée au bas de la planche ; les figures 4 et 6 sont dessinées à un grossissement un peu supérieur.

PLANCHE II

Constituants morphologiques du cytoplasma des *Codium* et *Bryopsis*.

FIG. 1. — Fragment d'un siphon de *Bryopsis plumosa*. Fixation par le liquide de Meves. Coloration par la méthode de Küll. Les chloroplastes (*Pl.*), dont la structure réticulée et le pyrénôïde sont bien visibles, sont volumineux. Les chondriosomes (*Ch.*) en forme de grains ou de bâtonnets, sont abondants. Noter des globules lipoides répandus dans le cytoplasme (*Gl. l.*) colorés en noir par l'acide osmique.

FIG. 2. — Fragment d'un siphon de *Codium tomentosum* (Coupe à 10 μ dans un thallome). Méthode de Meves-Küll. Les chloroplastes (*Pl.*) qui renferment de l'amidon sont disséminés sans ordre. Les chondriosomes (*Ch.*), du type granuleux, sont abondants. Les globules lipoides (*Gl. l.*), sont aussi assez nombreux. Les noyaux (*N.*) sont de grande taille et ont un nucléole envacuolé.

FIG. 3. — Fragment d'un siphon de *Codium tomentosum* préparé comme précédemment. Mêmes indications que pour la figure précédente ; remarquer seulement la présence de nombreux chondriocontes à côté de mitochondries.

Les figures 1, 2 et 3 ont été dessinées à l'échelle placée au bas de la figure 3.

FIG. 4. — Fragment d'un siphon de *Codium tomentosum*, observé à un très fort grossissement. On distingue parfaitement le noyau (*N.*), les chloroplastes (*Pl.*), les mitochondries et les chondriocontes (*Ch.*), ainsi que les globules lipoides (*Gl. l.*).

PLANCHE III

Oogones, oosphères et embryons de *Fucus*.

FIG. 1. — Jeune oogone de *Fucus platycarpus*. Les plastes (*pl.*), en voie de division, remplissent la région protoplasmique centrale, ainsi que quelques mitochondries (*m.*). Dans les vacuoles périphériques, noter les précipités phénoliques (anciens grains de fucosane) (*p. p.*), dont de nombreux grains ont été entraînés dans le cytoplasme.

FIG. 2. — Oogone de *Fucus platycarpus*. Au milieu des précipités phénoliques (*p. p.*), on distingue les plastes (*pl.*) et les chondriosomes, du type granuleux (*m.*).

FIG. 3. — Embryon très jeune de *Fucus platycarpus*. Mêmes indications que pour la figure précédente.

PLANCHE IV

Cellule apicale et développement de l'anthéridie des Fucacées.

- FIG. 1. — Cellule apicale d'une jeune plantule de *Fucus vesiculosus*. Fixation au formol. Coloration à l'hématoxyline ferrique. Sur les trabécules cytoplasmiques, on voit les phéoplastes, les mitochondries (*m.*) et les précipités phénoliques (*p. p.*). *N* : noyaux.
- FIG. 2. — Cellule apicale d'une jeune plantule de *Fucus vesiculosus*. Fixation au formol. Coloration à l'hématoxyline ferrique. La cellule apparaît située au fond de sa crypte. Dans son cytoplasme réticulé, on aperçoit de petits phéoplastes (*p. pl.*), en forme de bâtonnets, des mitochondries (*m.*) et des précipités phénoliques (*p. p.*).
- FIG. 3. — Jeune sac anthéridien de *Fucus platycarpus*. Autour des noyaux, (*N*) peu nombreux et nettement nucléolés, on aperçoit les plastes, (*pl*), encore assez volumineux, et quelques précipités phénoliques (*p. p.*). Les chondriosomes n'ont pas été représentés.
- FIG. 4. — *Id.* Les noyaux sont plus nombreux ; les plastes plus petits, et en voie de multiplication.
- FIG. 5. — *Id.* L'aminicissement des plastes continue ; ils sont tous en voie de division.
- FIG. 6. — *Id.* Les plastes (*pl.*) sont en forme de bâtonnets. Les mitochondries sont représentées.
- FIG. 7. — *Id.* Les plastes sont encore plus minces.
- FIG. 8. — *Id.* Les plastes ont absolument la forme de chondriocotes (*pl. ch.*). Noter les précipités phénoliques (*p. l.*) dans les vacuoles. Les mitochondries n'ont pas été représentées.
- FIG. 9. — *Id.* Remarquer encore ici les formes mitochondriales des plastes (*pl. ch.*). A côté d'eux, les mitochondries (*m.*).
- FIG. 10. — Sac anthéridien déjà évolué de *Fucus platycarpus*. Les plastes bacilliformes commencent à s'épaissir légèrement.
- FIG. 11. — *Id.* *pl.* : plastes, encore très minces ; *m.* : mitochondries.
- FIG. 12. — Sac anthéridien encore plus âgé. Les plastes (*pl.*), légèrement épaissis, s'accolent un à un, aux noyaux, ainsi que quelques mitochondries (*m.*).
- FIG. 13. — *Id.* Noyaux entourés de mitochondries (*m.*). Les plastes ne sont pas représentés.
- FIG. 14. et 15. — Sacs anthéridiens adultes ; à l'intérieur, on distingue les anthérozoïdes, représentés par leur noyau (*N.*) et leur chromatophore (*ch. pl.*).

FIG. 16. — Anthérozoïdes en liberté, avec leur noyau ; leur chromatophore et leurs mitochondries. Ce dernier, comme tous les précédents, a été exécuté d'après une préparation obtenue par la méthode de Regaud. Le cytoplasme n'est pas visible.

FIG. 17. — Anthérozoïdes dessinés sur le vivant, au même grossissement.

PLANCHE V

Précipités phénoliques des Phéophycées et cellules centrales
des *Cladostephus*.

FIG. 1. — Extrémité d'un poil stérile du conceptacle de *Fucus platycarpus* examiné sur le vivant après coloration par le bleu de crésyl. Les précipités phénoliques (*p. t.*) [« grains de fucosane »], très colorés, sont dans les vacuoles ; certains sont appendus par un court pedicelle aux trabécules cytoplasmiques. Sur ces trabécules, des globules oléagineux (*G. g.*).

FIG. 2. — *Id.*

FIG. 3. — *Id.*

FIG. 4. — Quatre cellules du tissu central de *Cladostephus spongiosus*, dessinées d'après une préparation obtenue par la méthode de Regaud. Les phéoplastes sont en voie de division (*p. pl.*). Les chondriosomes (*Ch.*) sont filamenteux ou granuleux. Dans les vacuoles, petites, on aperçoit des précipités phénoliques (*p. t.*).

FIG. 5. — Deux cellules du même tissu. Mêmes indications que pour la figure précédente.

FIG. 6. — *Id.* Mais à un plus fort grossissement.

PLANCHE VI

Cellules végétatives du thalle des Lémnécées.

FIG. 1. — Cellule d'un tube axile de l'appareil fructifère de *Lemanea (Sacheria) fucina*. Les rhodoplastes sont à l'état de longs filaments flexueux. Les chondriosomes inactifs à la fonction chlorophyllienne sont en forme de petits bâtonnets.

FIG. 2. — Cellule médullaire de l'appareil fructifère de la même Algue. Les plastes sont en forme de gros bâtonnets. Les autres chondriosomes situés autour du noyau sont en forme de minces bâtonnets.

FIG. 3. — Partie transversale d'une cellule étoilée de l'appareil fructifère de *Lemanea (Sacheria) fucina*. Les plastes ont l'aspect de gros cordons irréguliers. Chondriosomes bacilliformes.

FIG. 4. — *Id.*, mais en coupe transversale. Mêmes indications que pour la figure précédente.

- FIG. 5. — Cellule du proembryon de *Lemanea (Sacheria) fucina*. Rhodoplastes en forme d'ovoïdes, de têtards, de besaces, etc. Les chondriosomes ne sont pas représentés.
- FIG. 6. — *Id.* Autres formes des rhodoplastes.
- FIG. 7. — Fragment d'un rhizoïde de la même Algue. Le cytoplasme, d'apparence homogène, renferme des filaments onduleux, dont beaucoup sont des rhodoplastes régressés.
- FIG. 8. — *Id.*
- FIG. 9. — Fragment d'un filament de protonemà de *Sacheria fucina* dans une région de transition entre les rhizoïdes et les filaments chantransiformes. Les plastes, dont certains sont encore filiformes sur une grande partie de leur parcours, présentent de nombreuses varicosités.
- FIG. 10. — Cellule d'un filament chantransiforme observée sur le vivant. Noter les formes compliquées des rhodoplastes.
- FIG. 11. — Cellule apicale d'un appareil fructifère de *Lemanea*, observée sur le vivant ; elle renferme quelques petits plastes lenticulaires.
- FIG. 12. — Fragment d'un tube placentaire de *Lemanea annulata*. On observe, dans le cytoplasme, de volumineux rhodoplastes, et un grand nombre de chondriosomes sidérophiles, bacilliformes ou granuleux,

PLANCHE VII

Cellules médullaires d'un appareil fructifère très âgé de *Lemanea*.

- FIG. 1. — Cellule médullaire d'un appareil fructifère très évolué de *Lemanea (Sacheria) rigida*. *N* : noyau ; *n* : nucléole ; *v* : vacuole. Les plastes (*pl.*) sont filiformes, mais souvent encore renflés à l'une de leurs extrémités (formes en spermatozoïdes).
- FIG. 2. — *Id.* Mêmes observations que pour la figure 1. Noter en outre deux points indiquant peut-être fissuration transversale de deux plastes filiformes (en *s, s*).
- FIG. 3. — *Id.* *s, s, s* : points de fissuration de plastes filiformes (?). Il en existe encore plusieurs autres, non indiqués, et qu'on trouvera facilement en examinant le dessin.
- FIG. 4. — Plastès très grossis. Noter leur queue filiforme et leur tête diversement renflée.

PLANCHE VIII

Rameaux carpogoniaux de *Lemanea*.

- FIG. 1. — Rameau carpogonial de *Lemanea (Sacheria) rigida*, observé sur le vivant. Dans toutes les cellules du rameau, y compris l'élément

femelle surmonté de son trichogyne (*t.*), on observe des plastes bien colorés (*pl.*).

FIG. 2. — Les deux cellules terminales d'un rameau carpogonial de *Lemanea* (*Sacheria*) *fucina*, dessinées d'après une préparation obtenue par la méthode de Regaud. Noter la dimension volumineuse des plastes (*pl.*).

FIG. 3. — Deux cellules carpogoniales de la même Algue, à un stade plus avancé ; toutes deux surmontées d'un trichogyne. La régression des plastes est très accusée ; ceux-ci (*pl.*) sont à l'état de petits cordons. *N* : noyau ; *n* : nucléole. Méthode de Regaud.

FIG. 4. — Cellule carpogoniale de la même Algue. Mêmes indications que pour la figure 3. Méthode de Regaud.

FIG. 5. — Deux cellules carpogoniales de *Lemanea* (*Sacheria*) *fucina*, au moment de la fécondation. Les plastes, très régressés, forment un ensemble mitochondrial composé de grains et de bâtonnets (*ch. p.*). Méthode de Regaud.

FIG. 6. — Rameau carpogonial de la même Algue. Dans toutes les cellules, les plastes (*ch. p.*) sont régressés et ont l'aspect de grains et de courts bâtonnets. Remarquer toutefois que, dans la cellule basale du système, la diminution de taille de ces organites (*pl.*) est restée assez peu accusée. Méthode de Regaud.

FIG. 7. — Cellule d'un rameau carpogonial de la même Algue, examinée à un très fort grossissement. On distingue, dans tous leurs détails, les éléments granuleux et filamenteux résultant de la décoloration et de la fragmentation des plastes (*ch. p.*). Méthode de Regaud.

Les chondriosomes inactifs à la photosynthèse qui, ici, se décolorent dans l'alun de fer (méthode à l'hématoxyline ferrique) beaucoup plus facilement que les plastes, n'ont pas été représentés dans les figures 2, 3 et 4 ; et aussi, sans doute, dans les figures 5, 6 et 7. Mais, dans ces trois derniers dessins, il est difficile d'affirmer qu'ils n'ont pas été figurés, puisqu'ils se confondent absolument, à ce stade, avec les éléments résultant de la régression des plastes.

PLANCHE IX.

Gonimoblastes et carpospores des Lémanéacées.

FIG. 1. — Deux cellules des gonimoblastes de *Lemanea nodosa*. Dans le cytoplasme, autour du noyau (*N.*), on aperçoit des paquets de filaments qui représentent les plastes (chondriosomes de la variété élaboratrice) (*pl.*). La plus petite des deux cellules, qui ne renferme pas, dans son cytoplasme, d'éléments figurés, avait été complètement décolorée par l'alun de fer dans la préparation qui a servi pour le dessin. *P* : plasmodies.

- FIG. 2. — Deux files de cellules sporogènes de la même Algue. Mêmes indications que pour la figure précédente.
- FIG. 3. — Cellule sporogène un peu plus évoluée que la précédente. Les chondriocotes (de la variété élaboratrice) commencent à former des renflements (*r.*), ébauche des futurs rhodoplastes.
- FIG. 4. — *Id.* Mêmes indications que pour la figure précédente.
- FIG. 5. — Carpospore de *Lemanea nodosa*. Les plastes, déjà très différenciés, sont de forme arrondie, mais présentent encore quelques vestiges du chondriocote primitif.
- FIG. 6. — *Id.* Les plastes ont résorbé toute trace du chondriocote primitif.
- FIG. 7. — Cellule encore peu évoluée des gonimoblastes de *Lemanea (Sacharia) rigida*. Chondriocotes typiques, représentant les éléments de la lignée des plastes, groupés autour du noyau.
- FIG. 8, 9, 10, 11, 12 et 13. — Cellules sporogènes toujours plus évoluées, plus volumineuses, et dont les chondriocotes s'allongent en filaments flexueux.
- FIG. 14, 15, 16, 17 et 18. — Cellules encore plus évoluées des gonimoblastes. De petits renflements (*r.*) se dessinent sur le trajet des chondriocotes.
- FIG. 19. — Cellule encore plus évoluée ; les renflements (*r.*) sont bien marqués.
- FIG. 20. — Cellule sporogène au même stade que la précédente, mais très grossie.
- FIG. 21. — Détail, représenté à un fort grossissement, de l'assemblage des chondriocotes, avec leurs renflements, ébauches des futurs rhodoplastes (correspondant à la figure 19).

Tous les dessins de la planche IX ont été exécutés d'après des préparations obtenues par la méthode de Regaud.

Les chondriosomes de la variété inactive à la photosynthèse, qui, par cette méthode, se décolorent beaucoup plus rapidement que les plastes, n'ont dû être partout représentés. On les distinguera cependant nettement en *m* (fig. 2).

PLANCHE X

Coupe transversale dans un cystocarpe de *Delesseria Hypoglossum Lamx.*

Vue d'ensemble.

Au dessus de la paroi inférieure (*p. i.*) de la cavité cystocarpique, on voit la complexe central : cellule centrale (*c. c.*) avec ses blocs sidérophiles, cellules péricentrales (*c. pc.*) avec leur cytoplasme rempli de chondriocotes, et enfin la masse dégénérée de la cellule pédonculaire (*c. pd.*). Cette dernière est en-châssée, à sa partie supérieure, par la cellule géante, d'où rayonnent les filaments sporogènes.

Noter la présence, dans le cytoplasme de la cellule géante, de grains très ténus représentant les chondriosomes, et dans les régions périphériques, de fines vésicules correspondant aux futurs rhodoplastes. Noter aussi les précipités sidérophiles (dans la région avoisinant la cellule pédonculaire) et deux noyaux à la partie supérieure. Dans les cellules sporogènes, on voit de jeunes rhodoplastes, en forme d'ovoïde vésiculeux et des mitochondries.

Méthode de Regaud. Coupe à $2\ \mu$.

PLANCHE XI

Formation des carpospores dans le cystocarpe de *Delesseria Hypoglossum*.

FIG. 1. — Fragment grossi d'une coupe analogue à celle de la planche précédente. On voit la cellule géante placentaire avec les vestiges de cloisons pénétrant dans son intérieur. Noter la présence, dans le cytoplasme, des chondriosomes, des noyaux, et à la périphérie, des éléments mitochondriaux vésiculeux de la lignée des plastes. Toutes les transitions existent entre ces derniers et les petits rhodoplastes fusiformes des carpospores. Au contraire, les chondriosomes ne se modifient pas sensiblement; tout au plus peut-on noter qu'ils sont exclusivement granuleux dans les cellules sporogènes, tandis qu'ils ont l'aspect de coccobacilles ou même de bâtonnets dans le cytoplasme placentaire. La cellule géante enserme la masse dégénérée, d'une teinte grise uniforme, de la cellule pédiculaire.

FIG. 2. — Détail, à un très fort grossissement (Échelle 2) de la région centrale, périnucléaire, d'une jeune carpospore. On peut voir nettement les formes des petits rhodoplastes et des chondriosomes.

Méthode de Regaud. Coupes à $2\ \mu$.

PLANCHE XII

Cellules du coussinet sporogène de *Gracilaria confervoides*.

FIG. 1. — Cellule du coussinet sporogène dessinée à un fort grossissement. Dans le cytoplasme, autour des quatre noyaux (N.), on aperçoit une grande quantité de chondriocontes, représentant les éléments de la lignée des plastes (ch. p.).

FIG. 2. — *Id.*, mais les chondriocontes de la lignée des plastes sont porteurs de vésicules très nombreuses et très accentuées.

FIG. 3. — Forme des chondriocontes de la lignée des plastes dans une cellule de la base du coussinet sporogène. Remarquer les formes ramifiées et anastomosées.

Les chondriosomes de la variété inactive à la photosynthèse qui, dans ces cellules, se décolorent plus rapidement que les plastes, ne paraissent pas représentés.

Méthode de Regaud. Coupes à $2\ \mu$.

PLANCHE XIII

Sporogène et éléments végétatifs chez *Gracilaria*; carpospores, tétraspores et éléments végétatifs de quelques autres Floridés.

- FIG. 1. — Quelques cellules de la périphérie d'un coussinet sporogène dans un jeune cystocarpe de *Gracilaria confervoides*. On assiste à la transformation des chondriocontes vésiculeux de la lignée des plastes (*ch. p.*), en rhodoplastes (*pl.*) caractérisés, par une oblitération de leurs vésicules, suivie de leur épaissement.
- FIG. 2. — *Id.* A la partie inférieure du dessin, on voit des cellules avec des chondriocontes vésiculeux encore très ténus (*ch. p.*); à la partie supérieure, il n'y a plus que des rhodoplastes déjà bien différenciés (*r. pl.*). Dans la couche cellulaire moyenne, on voit les aspects transitoires qui relient deux ces formes.
- FIG. 3. — Carpospores de *Gracilaria confervoides*, *rpl.* : rhodoplastes ; *c* : chondriosomes de la variété inactive.
- FIG. 4. — Fragment de la paroi d'un cystocarpe de *Gracilaria confervoides* : dans ce fragment, qui appartient à la face interne de la paroi, on voit un certain nombre de cellules arrondies, renfermant des plastes de types très variés ; tous les intermédiaires existent entre les rubans épais, épineux, ramifiés et anastomosés et les filaments ténus, assimilables à des chondriocontes.
- FIG. 5. — Carpospore de *Cystoclonium purpurascens*. Cette carpospore, de contour polyédrique, parce que comprimée, dans le cystocarpe, entre ses voisines, présente, à sa périphérie, des rhodoplastes ovoïdes (*r. pl.*) et, dans l'intérieur du cytoplasme, autour du noyau, des mitochondries inactives (*m.*).
- FIG. 6. — Tétraspores de *Chondrus crispus*. *rpl.* : rhodoplastes de forme compliquée ; *m.* : mitochondries (inactives à la photosynthèse).
- FIG. 7. — Fragment d'une cellule corticale de *Ceramium rubrum*. *rpl.* : rhodoplastes ; *c* : chondriosomes (inactifs à la photosynthèse).
- Méthode de Regaud. Coupes à 2 μ .

PLANCHE XIV

Point végétatif et anthéridies jeunes de *Chara fragilis*.

- FIG. 1. — Point végétatif de *Chara fragilis*, terminé par sa cellule apicale. *pl.* : plastes ; *ch.* : chondriosomes. Les petites vacuoles renferment des précipités granuleux (*p. v.*).

- FIG. 2. — Très jeune anthéridie de *Chara fragilis*. Remarquer, dans le cytoplasme, les plastes (*pl.*), encore bien distincts des chondriosomes (*ch.*), mais beaucoup plus petits que dans la cellule apicale.
- FIG. 3. — Anthéridie plus évoluée. Dans les cellules de l'enveloppe et du manubrium, les chromoplastes (*cr. pl.*) sont déjà bien développés. Dans les quatre cellules centrales, d'où partiront les filaments générateurs des anthérozoïdes, il n'existe, au contraire, plus de plastes visibles.
- c.* : chondriosomes ; *M.* : manubrium.

Méthode de Regaud. Coupes à 2 μ .

PLANCHE XV

Premiers stades du développement de l'oogone de *Chara fragilis*.

- FIG. 1. — Oogone extrêmement jeune de *Chara fragilis*. La future oosphère, qui renferme, dans son cytoplasme, des plastes (*pl.*) et des chondriosomes (*c.*), ne se distingue encore pas des cellules inférieures, destinées à former sa rosette protectrice. Remarquer combien les plastes sont plus petits que dans la cellule apicale qui a été dessinée, dans la planche précédente, au même grossissement.
- FIG. 2. — Oogone encore très jeune, mais un peu plus évoluée (les cellules de l'enveloppe protectrice ont déjà détaché leur segment supérieur, et commencent à s'élever le long de l'oogone). L'oosphère renferme encore des plastes (*pl.*) ; les chondriosomes (*c.*) sont nombreux.
- FIG. 3. — Oogone plus développée. Dans les cellules de l'enveloppe protectrice, la taille des plastes (*pl.*) commence à augmenter. Dans l'oosphère, ceux-ci (*c.*) se sont absolument confondus au sein des autres chondriosomes en un chondriome d'aspect homogène.
- FIG. 4. — Oogone encore plus évoluée. Remarquer, outre l'augmentation générale des dimensions de l'organe, l'accroissement considérable de la taille des plastes dans les cellules de l'enveloppe protectrice. Dans l'oosphère chondriome d'aspect homogène.

Méthode de Regaud. Coupes à 2 μ .

PLANCHE XVI

Suite du développement de l'oogone de *Chara fragilis*.

- FIG. 1. — Oogone immédiatement avant la torsion des cellules de l'enveloppe. *ch. pl.* : chloroplastes (dans les cellules de l'enveloppe). Dans l'oosphère, de longs chondriocotes (*c. c.*) commencent à apparaître au sein du chondriome, dont la plupart des éléments restent bacilliformes ou granuleux (*m.*).

- FIG. 2. — Oogone immédiatement après le commencement de la torsion (les spires sont encore sectionnées sur une assez grande longueur). Remarquer, dans le cytoplasme de l'oosphère, au milieu des éléments mitochondriaux, granuleux et bacilliformes, les longs chondriocontes (*c. c.*) pourvus d'une vésicule amylière (*a.*).
- FIG. 3. — Détail de la figure précédente : groupe de chondriocontes avec leurs vésicules amylières (teintées en gris pour montrer leur coloration par la solution iodo-iodurée), dessiné à un fort grossissement.
- FIG. 4. — Oogone très évolué. Dans le cytoplasme, déjà chargé de gros grains d'amidon (*a.*), sauf au voisinage du noyau, on aperçoit des faisceaux de longs chondriocontes, ainsi que des mitochondries et des chondriosomes bacilliformes.
- FIG. 5. — Détail du contenu d'une oosphère mûre : les grains d'amidon, très serrés, encore entourés d'une enveloppe sidérophile, forment le faux tissu alvéolaire de Mirande.

Méthode de Regaud. Coupes à 2 μ .

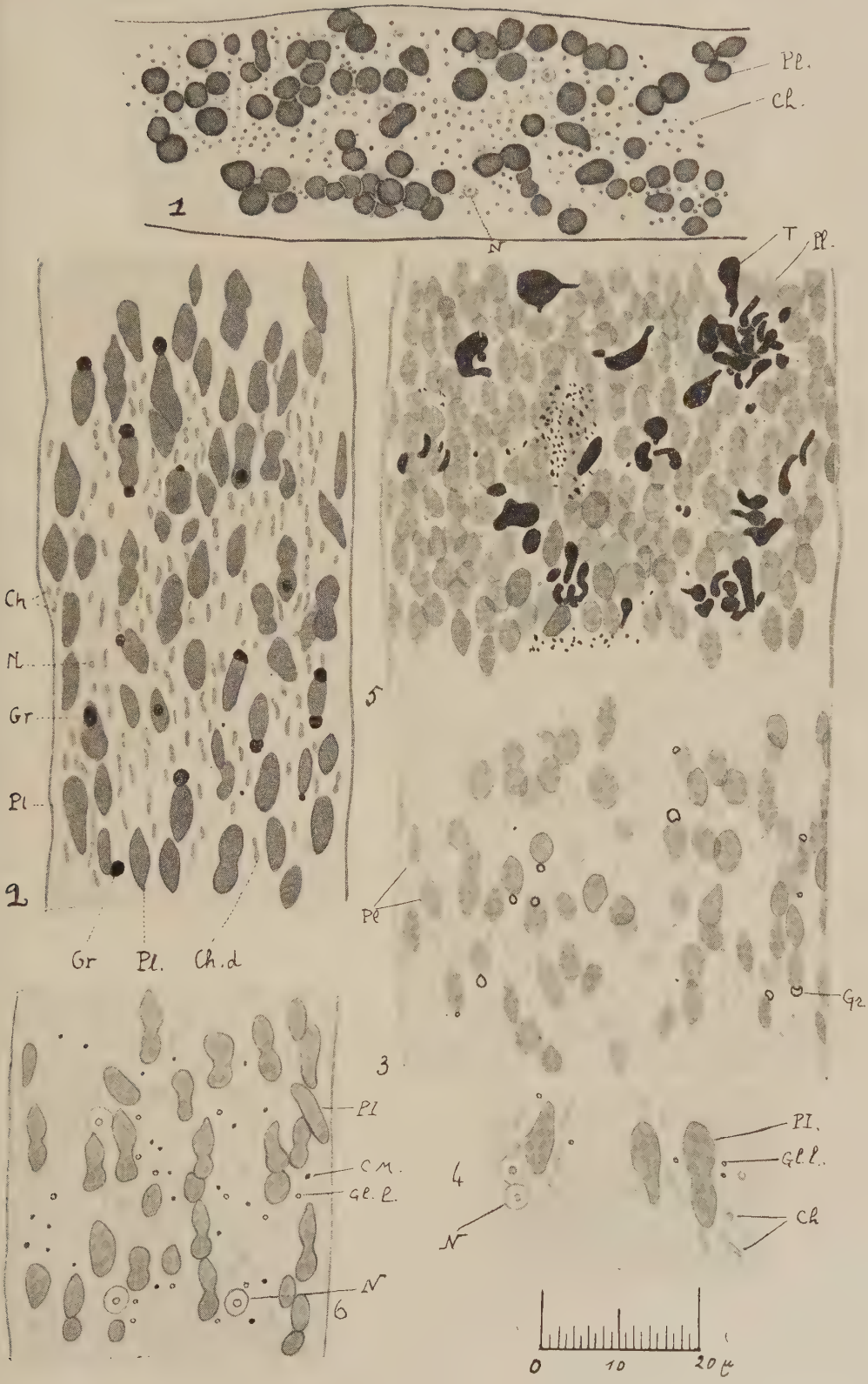


Planche I

G. Mangenot, del.

Constituants morphologiques du cytoplasma des *Vaucheria*.

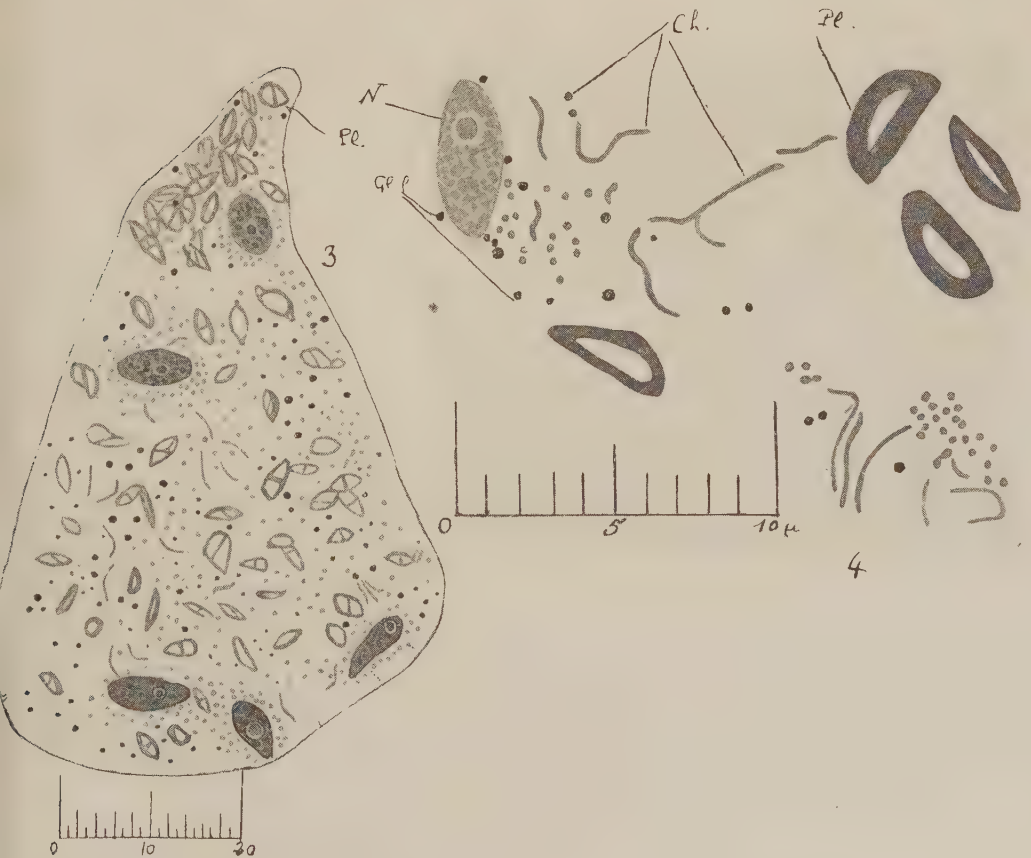
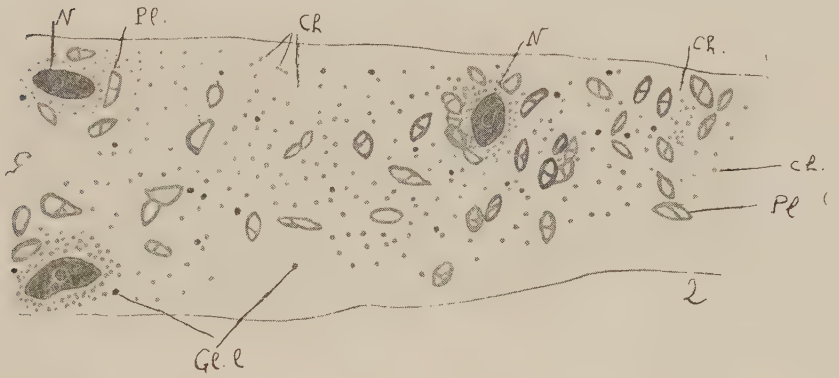
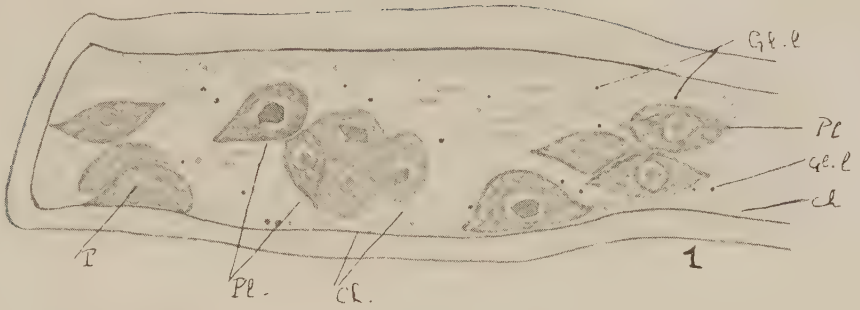


Planche II

[G. Mangenot, del.]

Constituants morphologiques du cytoplasma des *Codium* et *Bryopsis*.

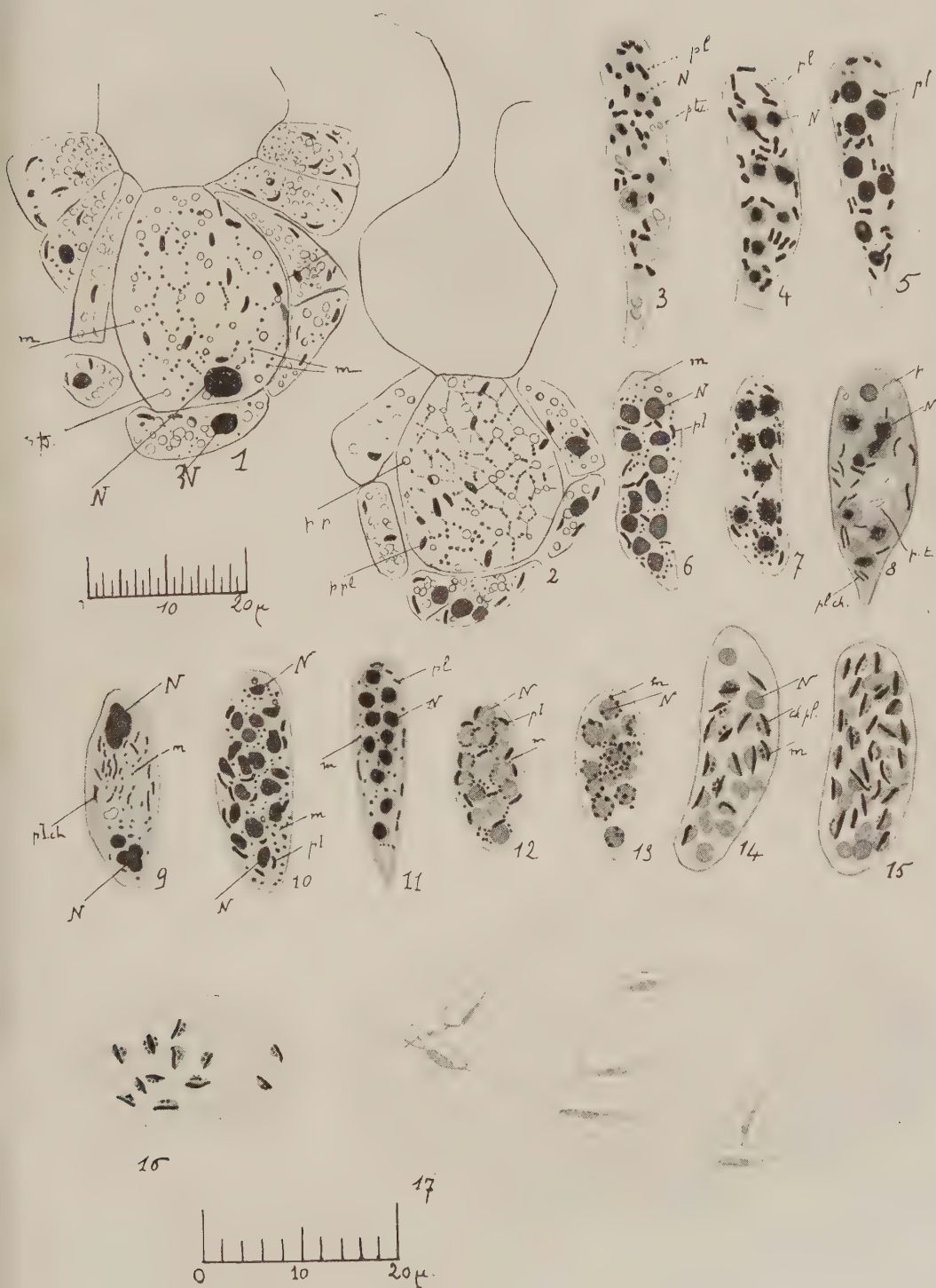


Planche IV

G. Mangenot, del.

Cellule apicale et développement de l'antheridie des Fucacées.

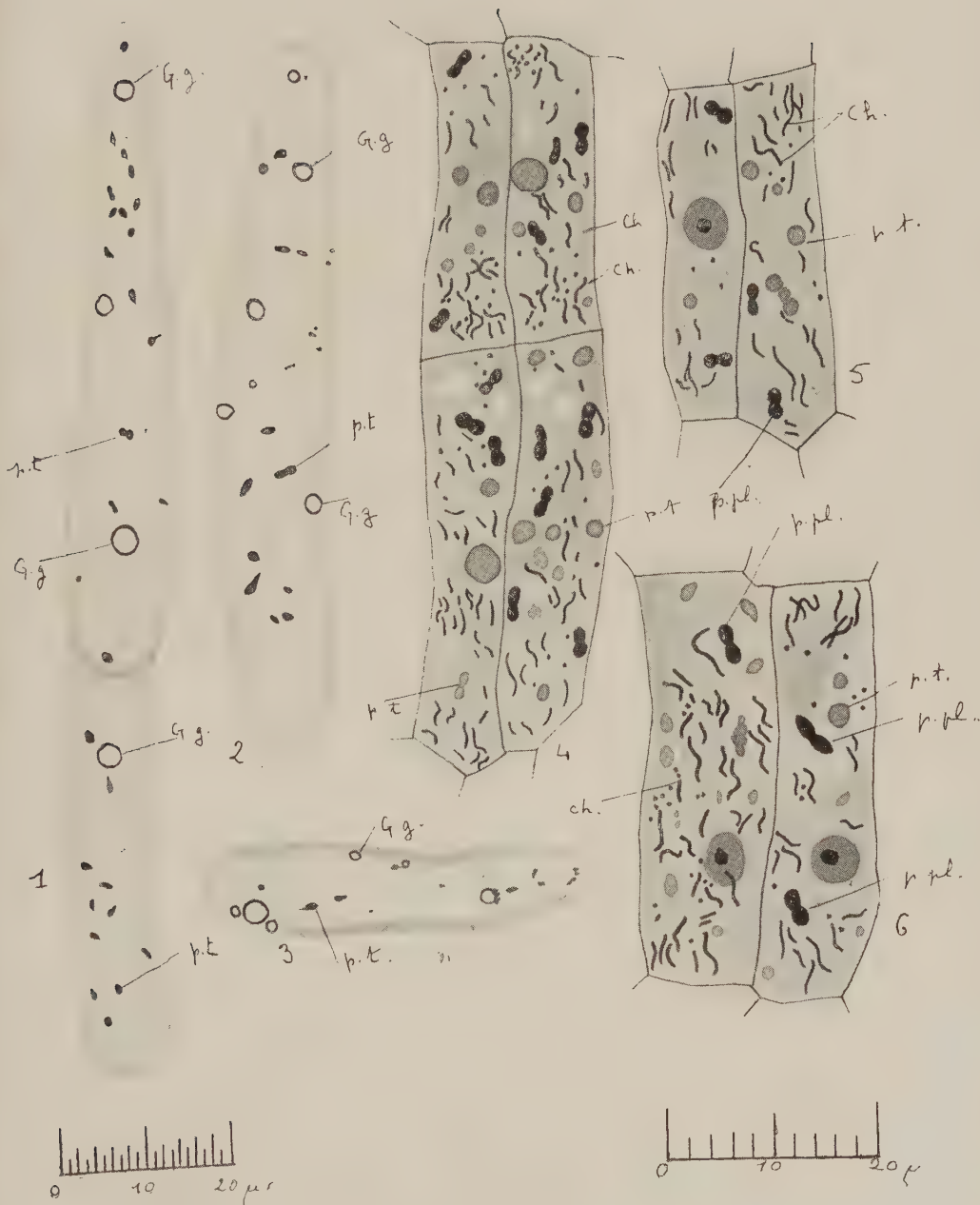


Planche V

G. Mangenot, del.

Précipités phénoliques des Phéophycées et cellules centrales des *Cladostephus*.



Planche VI
Cellules végétatives du thalle des Lémnéacées.

G. Mangenot, del.

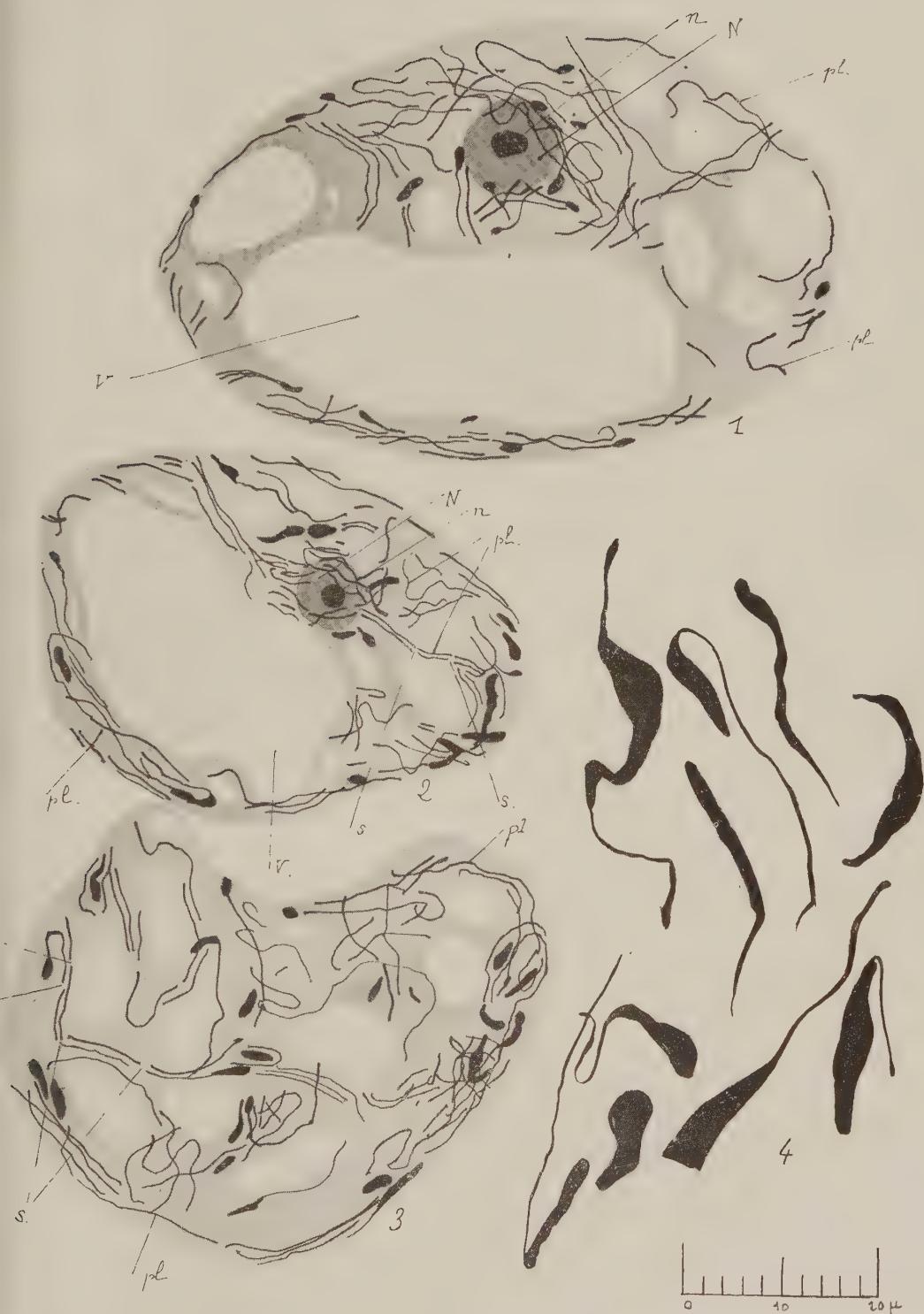


Planche VII

G. Mangenot, del.

Cellules médullaires d'un appareil fructifère très âgé de *Lemanea*.



Planche VIII

G. Mangenot, del.

Rameaux carpogoniaux de *Lemanea*.

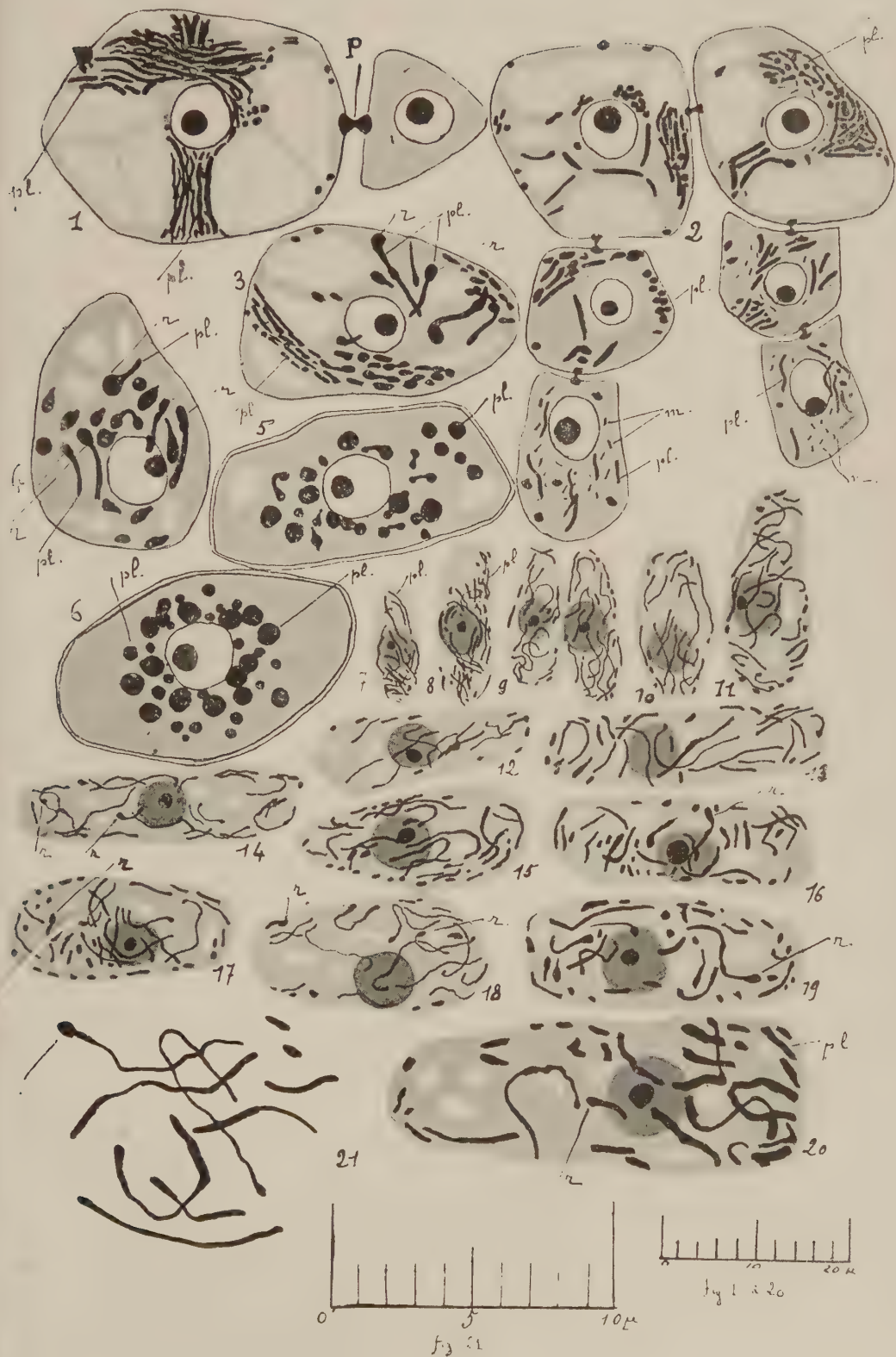


Planche IX

G. Mangenot, del.

Gonimoblastes et carpospores des Lémnéacées.

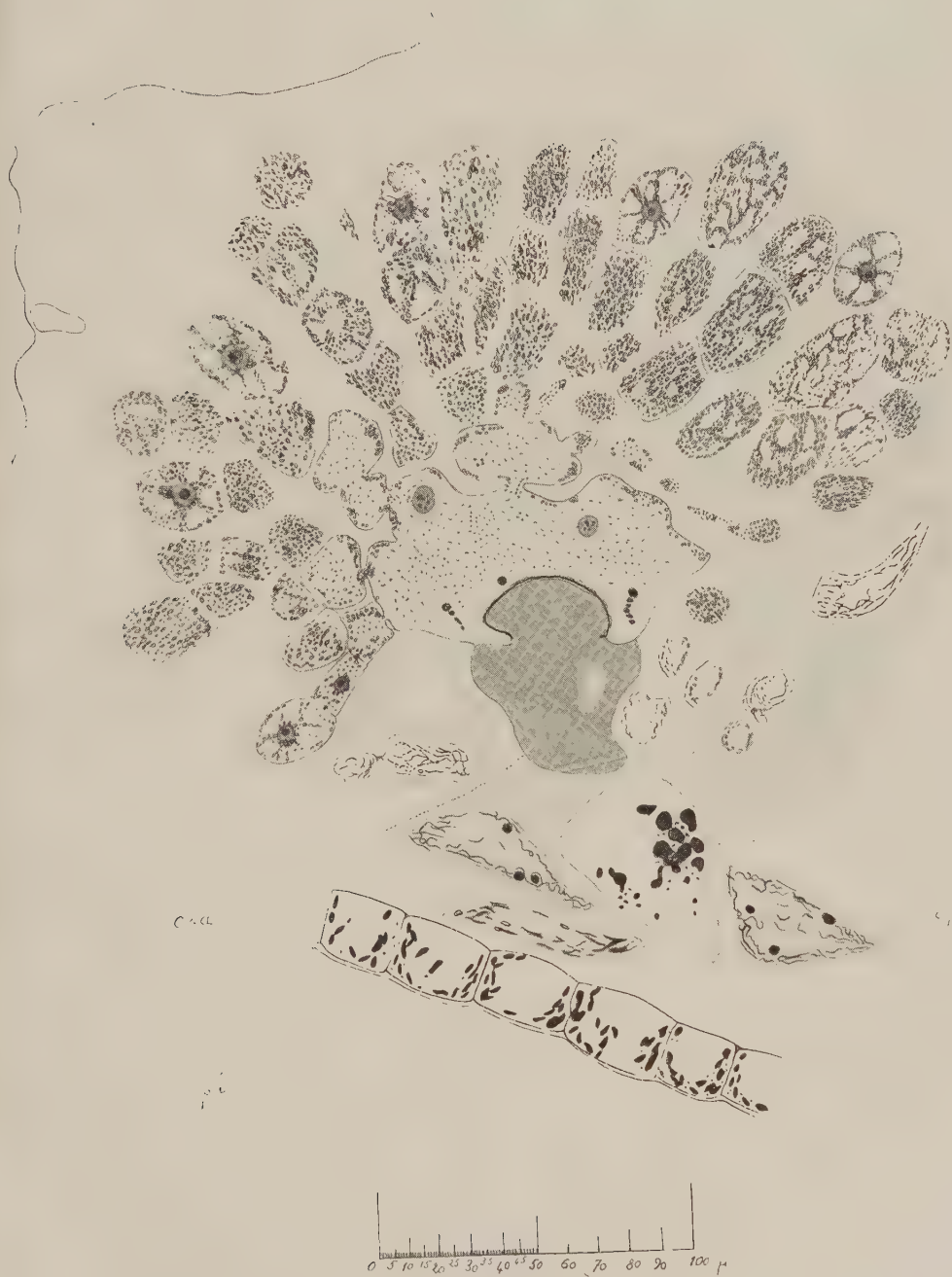


Planche X

G. Mangenot, del.

Coupe transversale dans un cystocarpe de *Delesseria Hypoglossum* Lamx. Vue d'ensemble.

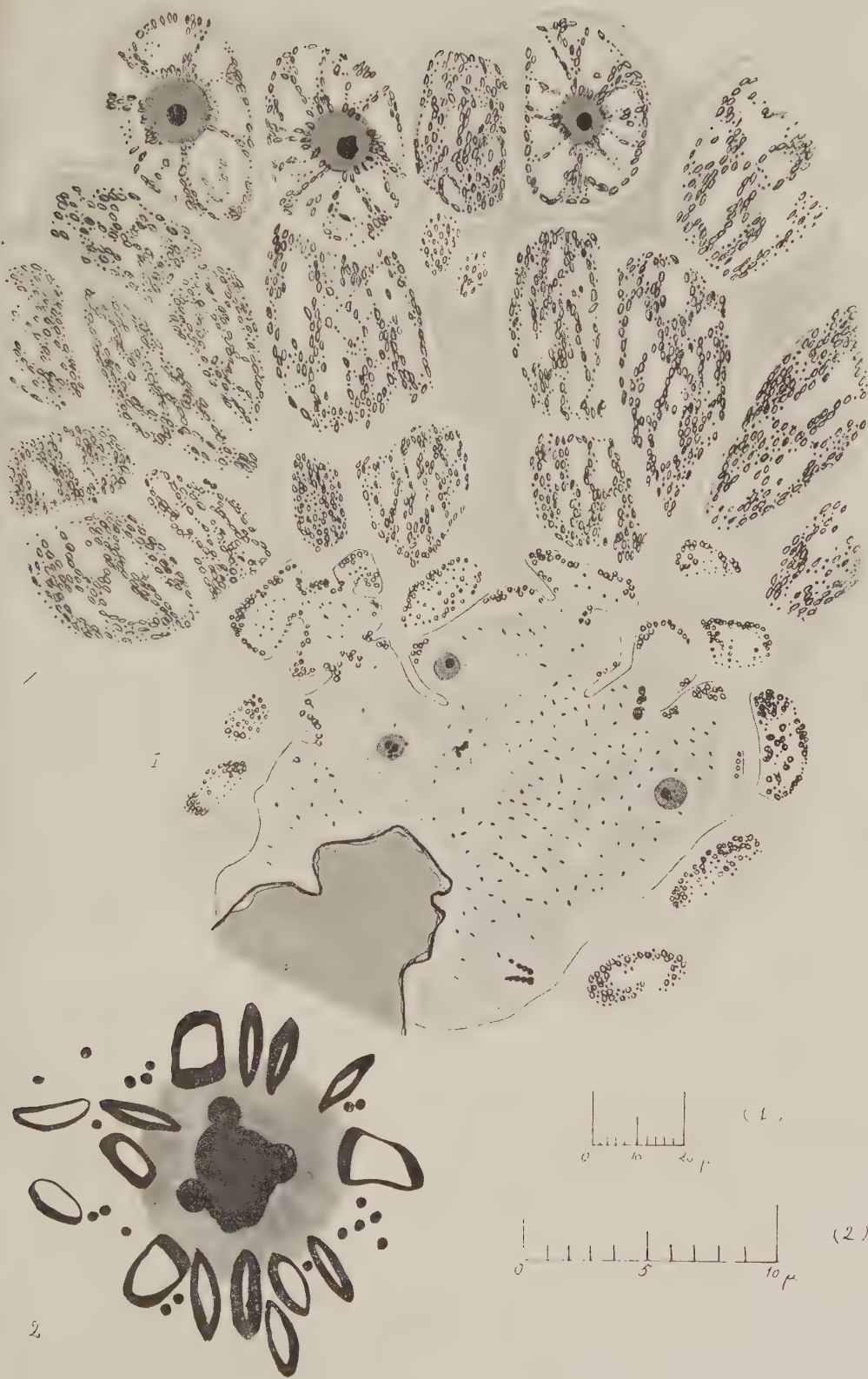


Planche XI

G. Mangenot, del.

Formation des carpospores dans le cystocarpe de *Delesseria Hypoglossum*.

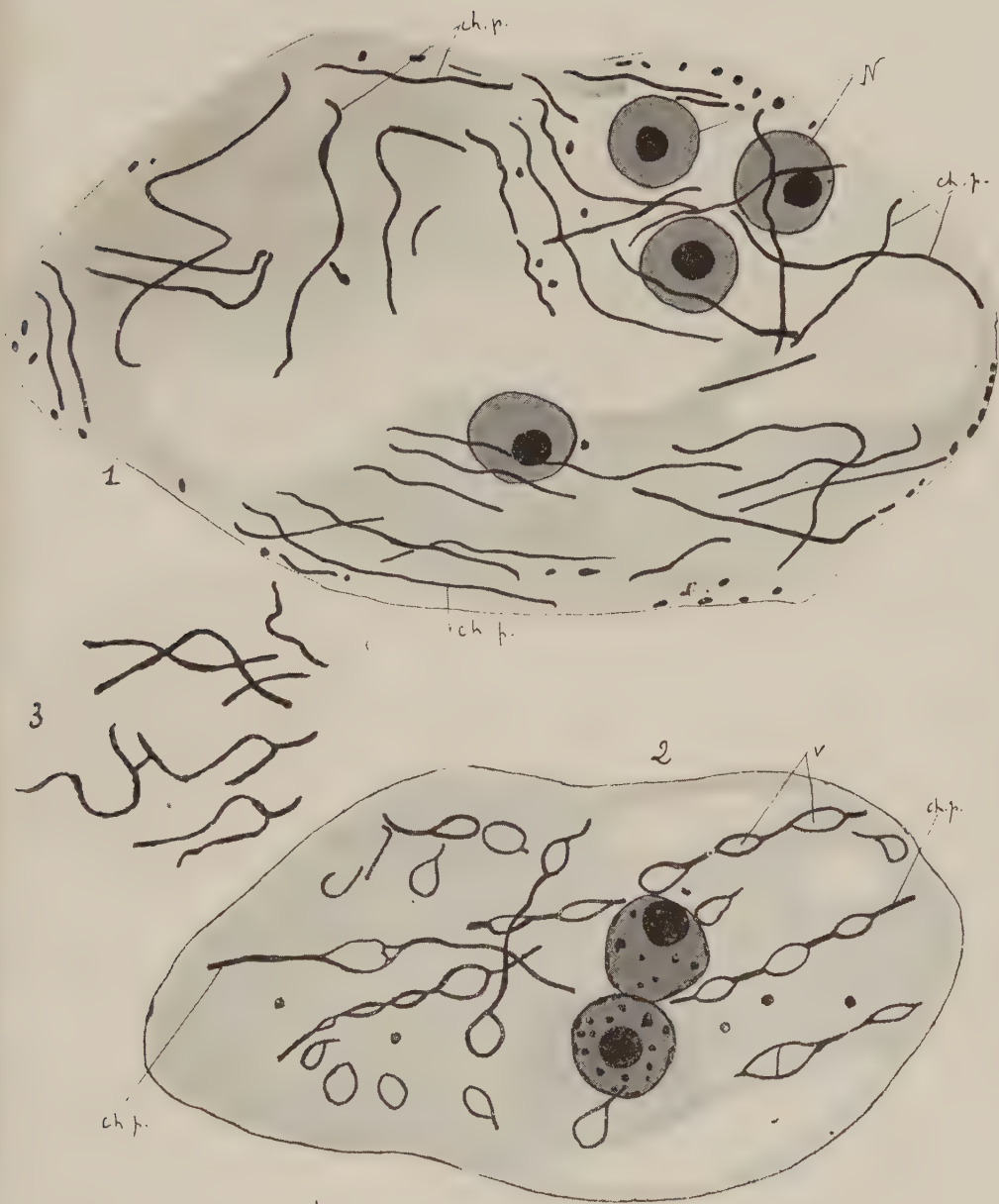


Planche XII

G. Mangenot, del.

Cellules du coussinet sporogène de *Gracilaria confervoides*.



Planche XIII

G. Mangenot, del.

Sporogénèse et éléments végétatifs chez *Gracilaria* ; carpospores, tétraspores et éléments végétatifs de quelques autres Floridées.



Planche XIV

G. Mangenot, del

Point végétatif et anthéridies jeunes de *Chara fragilis*.



Planche XVI

G. Mangenot, del.

Suite du développement de l'oögone de *Chara fragilis*.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	VII
-------------------	-----

PREMIÈRE PARTIE

EXPOSÉ DE NOS CONNAISSANCES SUR LES CONSTITUANTS MORPHOLOGIQUES DU CYTOPLASMA.....	1
--	---

ARTICLE I. — État actuel de la question dans les cellules animales et végétales.....	1
--	---

ARTICLE II. — Les constituants morphologiques du protoplasma des Algues. — Historique de la question.....	46
---	----

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES PERSONNELLES.....	75
------------------------------	----

CHAPITRE I. — <i>Matériel et techniques</i>	75
---	----

§ 1 ^{er} . L'ÉTUDE VITALE.....	76
---	----

§ 2. L'ÉTUDE POST-VITALE.....	77
-------------------------------	----

§ 3. LES MÉTHODES DE FIXATION ET DE COLORATION.....	77
---	----

A. <i>Fixation</i>	78
--------------------------	----

a. Fixateurs nucléaires.....	79
------------------------------	----

b. Fixateurs cytoplasmiques.....	79
----------------------------------	----

B. <i>Coloration</i>	84
----------------------------	----

CHAPITRE II. — <i>Les constituants morphologiques du cytoplasma des Siphonées</i>	89
---	----

§ 1 ^{er} . LES CORPS FIGURÉS DU CYTOPLASMA DES <i>Vaucheria</i> ...	90
--	----

§ 2. LES CORPS FIGURÉS DU CYTOPLASMA DES <i>Codium</i>	100
--	-----

§ 3. LES CORPS FIGURÉS DU CYTOPLASMA DES <i>Bryopsis</i>	102
---	-----

CHAPITRE III. — <i>Les constituants morphologiques du cytoplasma des Phéophycées</i>	106
ARTICLE I. — <i>Évolution des plastes et des chondriosomes chez les Phéophycées</i>	106
§ 1 ^{er} . ÉVOLUTION DES PLASTES ET DES CHONDRIOSOMES DANS LES FUCACÉES	107
A. <i>Cellule apicale et fronde</i>	107
B. <i>Conceptacles</i>	115
a. <i>Oogone</i>	118
b. <i>Anthéridie</i>	120
§ 2. ÉVOLUTION DES PLASTES ET DES CHONDRIOSOMES DANS D'AUTRES PHÉOPHYCÉES	132
ARTICLE II. — <i>Les inclusions cytoplasmiques des Phéophycées</i>	135
A. <i>Étude vitale des « grains de fucosanè »</i>	138
B. <i>Étude des « grains de fucosane » après fixation et coloration</i>	142
CHAPITRE IV. — <i>Les constituants morphologiques du cytoplasma des Floridées</i>	148
ARTICLE I. — <i>Évolution des plastes et des chondriosomes dans les Floridées</i>	150
§ 1 ^{er} . ÉVOLUTION DES PLASTES ET DES CHONDRIOSOMES DANS LES LEMANÉACÉES (NEMALIONALES)	151
A. <i>L'évolution des rhodoplastes étudiée sur le vivant</i>	153
a. <i>Protonema</i>	154
b. <i>Appareils fructifères</i>	157
c. <i>Cellules carpogoniales et carpospores</i>	162
B. <i>L'évolution des rhodoplastes après fixation par les méthodes mitochondriales</i>	164
a. <i>Protonema</i>	165
b. <i>Appareil fructifère</i>	167
c. <i>Cellules carpogoniales</i>	170
d. <i>Sporogénèse</i>	172
C. <i>L'évolution des rhodoplastes après fixation par des méthodes non mitochondriales</i>	175

TABLE DES MATIÈRES 329

§ 2. ÉVOLUTION DES PLASTES, ET DES CHONDRIOSOMES DANS LES DELESSERIACÉES (CÉRAMIALES).....	177
A. Destinée des rhodoplastes dans l'œuf et au cours du développement des gonimoblastes	179
a. Différenciation des cellules carpogoniales.....	180
b. Naissance des gonimoblastes. La cellule géante	186
c. Développement des carpospores et formation des rhodoplastes	190
B. Destinée des rhodoplastes pendant la formation des tétraspores	190
§ 3. ÉVOLUTION DES PLASTES ET DES CHONDRIOSOMES CHEZ <i>Gracilaria confervoides</i> Grév. (RHODYMENIALES)	192
ARTICLE II. — Les grains amylacés de la cellule des Flo- ridées	198
ARTICLE III. — Vacuoles et inclusions osmiophiles dans les Floridées	208
A. Vacuoles	208
B. Inclusions osmiophiles	209
CHAPITRE V. — Les constituants morphologiques du cyto- plasma des Characées.....	211
ARTICLE I. — Évolution des plastes et des chondriosomes chez les Characées.....	211
A. La région apicale et les cellules végétatives.....	213
B. Les organes de reproduction	216
a. Oogone	216
b. Anthéridie	219
ARTICLE II. — Vacuoles et inclusions lipidiques chez les Cha- racées	222
A. Vacuoles	222
B. Inclusions lipidiques	222

TROISIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.....	223
ARTICLE I. — Les plastes (chromatophores) et les chondrio- somes	224
§ 1 ^{er} . FORMES ET ÉVOLUTION DES PLASTES	224

§ 2. FORMES ET ÉVOLUTION DES CHONDRIOSOMES (INACTIFS DANS LA PHOTOSYNTÈSE)	229
§ 3. RAPPORTS ENTRE LES PLASTES (CHROMATOPHORES) ET LES CHONDRIOSOMES	233
ARTICLE II. — Vacuoles et inclusions lipéïdes.....	246
§ 1 ^{er} . LES VACUOLES	246
§ 2. INCLUSIONS LIPOÏDES	249
ARTICLE III. — Sur diverses conceptions relatives aux cons- tituants morphologiques du cytoplasme.....	250
§ 1 ^{er} . CONCEPTION DE GUILLIERMOND.....	251
§ 2. CONCEPTIONS DE RUDOLPH, SAPEHIN, SCHERRER, A. MEYER, NOACK ET THÉORIE DE MOTTIER.....	255
§ 3. CONCEPTION DE DANGEARD	260
§ 4. CONCEPTION DE MEVES	265
ARTICLE IV. — L'évolution des plastes et des chondriosomes dans le Règne Végétal.....	275
CONCLUSIONS.....	294
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	301
EXPLICATION DES PLANCHES	315

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

ZOOLOGIE :

Les inclusions cytoplasmiques chez les Protozoaires.

GÉOLOGIE :

*Structure et histoire des régions subalpine et préalpine
du Dauphiné et de la Savoie.*

Vu et approuvé :

Paris, le 12 octobre 1921.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.

